Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät II. Sektion

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Otto Dickel

aus Darmstadt (Hessen).

ACAD. LUDWIGAT. BIBL.

Mit 46 Figuren im Text.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1904

(Sonderdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie« LXXVII. Bd. 3. Heft.)

Einleitung.

Trotz der zahlreichen Arbeiten, die sich mit der Frage der Keimblätterbildung im Insektenei beschäftigt haben, ist bis heute noch nicht die nötige Klarheit geschaffen worden. Ja im Gegenteil, fast jede neue Arbeit bringt neue Momente, die, da die allgemeine Grundlage zur Beurteilung noch fehlt, fast mehr verwirrend als klärend wirken. Und doch kann es keinem Zweifel unterliegen, daß in einer sonst so einheitlichen, scharf charakterisierten Gruppe, wie der der Insekten, auch die Vorgänge der Embryonalentwicklung nicht die Differenzen aufweisen können, wie das beim Studium der drei sich scharf gegenüberstehenden Meinungen den Anschein erweckt.

Schon in den 80. Jahren standen sich zwei Parteien scharf gegenüber; die eine, begründet von Graber, sah im Dotter, resp. Dotterzellen, das Entoderm des Insektenkeimstreifs, während das gesamte eingestülpte Zellmaterial zur Bildung des mittleren Keimblattes verwandt werden sollte; die andre, Kowalewsky an der Spitze, ließ Entoderm und Mesoderm durch Gastrulationsprozeß entstehen und übersah hierbei die Dotterzellen. Eine vermittelnde Rolle spielten die Gebrüder Hertwig, indem sie zwar ebenfalls im Dotter das eigentliche Entoderm erblickten, jedoch zugleich auf dessen innigen Zusammenhang mit der Gastrulation hinwiesen. Auf diese Theorien soll im letzten Kapitel vorliegender Arbeit noch näher eingegangen und dann zugleich geprüft werden, in welchem Verhältnisse die hier niedergelegten Befunde zu ihnen stehen.

An dieser Stelle soll etwas ausführlicher nur die von Heymons aufgestellte Theorie besprochen werden. Sie läßt sich in folgenden

Sätzen zusammenfassen: Ursprünglich repräsentieren die Dotterzellen das Entoderm. In den Ordnungen der höheren Insekten verlieren diese ihre Funktion als Entodermzellen und gehen zugrunde. An ihre Stelle tritt das Ectoderm, welches vom hinteren und vorderen Ende aus sich einstülpt und Fortsätze entsendet, die den Mitteldarm bilden. Die Heymonssche Theorie stellt eine kontinuierliche Entwicklungsreihe im Schwunde des Entoderms und zugleich des Vordrängens des Ectoderms dar. Bei *Campodea* bildet die Gesamtheit der Dotterzellen das Entoderm; bei *Lepisma* beteiligt sich nur ein Teil von ihnen an seinem Aufbau; dieses, sowie die Odonaten leiten somit über zu den höheren Insekten, bei denen die Dotterzellen funktionslos geworden sind und somit ein Entoderm überhaupt nicht vorhanden ist.

Abgesehen von wenigen Arbeiten, besonders derer seiner Schüler, widersprechen die meisten modernen Untersuchungen dieser Ansicht Heymons', und ich glaube besonders auf Grund der neuesten sorgfältigen Beobachtungen an Dipteren (Noack, Escherich), Lepidopteren (Schwangart) und meinen Befunden bei Hymenopteren sagen zu können, daß die Homologie der drei Keimblätter auch bei den höheren Insekten unzweifelhaft festgestellt wurde und die Heymonssche Ansicht auf Irrtum beruht. Mannigfache Ursachen können irrtümliche Deutungen und Resultate zur Folge haben. Vor allen Dingen der Umstand, daß vielfach die Untersuchungen mit einem schon zu weit vorgeschrittenen Stadium beginnen; daß ferner das Gastrulastadium scheinbar bei den meisten Insekten von außerordentlich kurzer Zeitdauer ist und daß sich die Entodermzellen häufig im Dotter zerstreuen. Sie sind dann in ihrem Zusammenhange als Ganzes nur sehr schwer zu erkennen. Vor allem aber geben nicht genügend orientierte Schnitte, also Schrägschnitte, Veranlassung zu unrichtigen Deutungen. Daß gerade der letzte Punkt die Ursache von Irrungen gewesen ist, läßt sich leicht an der Hand mancher Abbildungen nachweisen.

Um nun solche Fehler zu vermeiden, mußte vor allem ein Objekt gefunden werden, das eine genaue Orientierung zuläßt, und an dem etwaige Abweichungen von der Sagittalebene leicht kontrolliert werden können. Ein solches glaube ich im Bienenei gefunden zu haben. Seine länglich ovale Gestalt erfüllt die gewünschten Bedingungen, zumal eine leichte Krümmung der Eiachse Dorsal- und Ventralseite rasch erkennen läßt. Auch die Entwicklung ist, da sie sich im Stocke abspielt, eine viel gleichmäßigere und von äußeren Einflüssen weit unabhängigere, als das bei den meisten übrigen

Insekten der Fall ist. Ebenso ist die Zeitdauer der Embryonalentwicklung — sie beträgt etwa 3 Tage — als nicht zu lang und nicht zu kurz, eine günstige zu nennen.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Veranlassung des Herrn Professor Dr. R. Hertwig im zoologischen Institut München ausgeführt. Ich ergreife die Gelegenheit, um an dieser Stelle ihm, meinem hochverehrten Lehrer, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen für den anregenden Unterricht sowohl, als für das stete Interesse, das er jedem Fortschritte dieser Arbeit entgegenbrachte.

Die vorliegenden Ausführungen stellen nur den ersten Teil einer ausführlicheren Entwicklungsgeschichte der Honigbiene dar. In ihnen sollen folgende Punkte klargelegt werden: Die Bildung des Blastoderms und der Dotterzellen, der Zusammenhang zwischen Blastoderm, Dotter und Entoderm, sowie die Bildung des Entoderms und Mesoderms.

Material und Methoden.

Mein gesamtes Material an Bieneneiern bezog ich vom Stande meines Vaters, wo ich es zum Teil selbst sammelte. Zum größeren Teil jedoch wurde es mir von meinem Vater zugeschickt, der es unter viel Aufwand von Mühe und Zeit sammelte. Es mag mir gestattet sein, ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank hierfür auszusprechen.

Die Methode, die wir zur Gewinnung der Stadienserien anwandten, war die folgende. Einem kleineren Volke, das eine gut legende Königin besaß, wurde eine völlig eierfreie Wabe eingehängt und das Muttertier darauf gesetzt. Nach zahlreichen, gelegentlich früherer Untersuchungen gemachten Erfahrungen tritt bei einem so stark beunruhigten Tiere der Legedrang frühestens nach Ablauf einer Stunde ein. Ließen wir das Volk also 3 Stunden unbehelligt, so konnten die inzwischen abgesetzten Eier eine Altersdifferenz von höchstens 2 Stunden aufweisen. War nun die vorher eierfreie Wabe nach Ablauf einer dreistündigen Frist, wie das stets der Fall war, reichlich mit Eiern besetzt, so wurde die Königin in einen sogenannten Weiselkäfig gesperrt und mitsamt der bestifteten Wabe ihrem Volke wieder eingehängt. Dadurch war zweierlei erreicht, beides von hoher Bedeutung. Einmal war die Königin an der Ablage weiterer Eier verhindert. Da nun bekanntlich außer ihr kein Tier im Bienenstocke zur Eiablage befähigt ist, so konnten zu den bis jetzt vorhandenen keine weiteren Eier mehr hinzukommen. Somit war die Möglichkeit

eines Irrtums in deren Altersbestimmung ausgeschlossen. Außerdem war durch unser Vorgehen die sogenannte Weiselunruhe verhindert; d. h. da sich die Königin im Stocke befand, fühlte sich das Volk nicht weisellos. Dementsprechend trat auch keine Beunruhigung ein, die leicht zu Störungen in der Brutpflege hätte führen können.

Das innerhalb 2 Stunden abgesetzte Material war meist so reichlich, daß es nicht auf einmal gesammelt wurde, sondern zur Gewinnung von Stadienserien verwandt wurde. Hatten nämlich die Eier das gewünschte Alter, so wurden 10—15 (eventuell mehr) konserviert, nach weiteren 2 Stunden ebensoviele usf., bis der Vorrat erschöpft war.

Als Konservierungsmittel erwies sich am geeignetsten von den zahlreich versuchsweise angewandten die Perennyische Flüssigkeit. Dabei war es, wie Vergleichsserien ergaben, einerlei, ob sie heiß oder kalt angewandt wurde.

Schon in der Einleitung wurde darauf hingewiesen, daß die Entwicklung, da relativ unabhängig von Witterungseinflüssen, ziemlich gleichmäßig von statten geht und somit die gleichen Altersstadien auch den gleichen Entwicklungsstadien entsprechen, so daß ich in dieser Hinsicht im Gegensatze zu andern Autoren, die andre Objekte behandelten, nicht in allzu hohem Maße vom Zufall abhängig war. An dieser Stelle mögen jedoch einige Bemerkungen eingeflochten werden über zwei Beobachtungen, die des allgemeinen Interesses nicht entbehren dürften.

Sobald nämlich die mit Eiern besetzte Wabe dem Stocke entnommen wird, hört jede Weiterentwicklung in ihr auf. Als Beleg hierfür mag folgender Fall dienen.

Von einem einzigen Gelege, das auf oben beschriebene Art gewonnen war, wurden mir folgende Stadien zugesandt: 28—30 Stunden, 30—32 Stunden usf. bis 36—38 Stunden, 38—40 Stunden, 46—48 Stunden, 48—50 Stunden. Die Wabe, der das Material entnommen war, war dem betreffenden Volke um 5^h Vormittags eingehängt worden; die ersten Eier wurden ihr um 12^h Mittags des folgenden Tages entnommen, waren also 28—30 Stunden alt. In zweistündigen Intervallen wurden ihr nun je 10—15 Stück entnommen und die Wabe alsdann jedesmal dem Volke wieder eingehängt. Da infolge einbrechender Dunkelheit nach 6^h am Stande keine Arbeiten mehr verrichtet werden konnten, so wurde die Wabe an einem feuchten warmen Orte, der möglichst den natürlichen Verhältnissen entsprach, aufbewahrt und ihr um 8^h (36—38 Stunden alt) resp. 10^h (38—40 Stunden) abends nochmals eine Anzahl Eier entnommen. Der Rest

wurde am folgenden Vormittag um 8^h konserviert, war also 48 bis 50 Stunden alt.

Was zeigte nun die Untersuchung? Die Entwicklung der Eier bis zum Alter von 36 Stunden war durchaus normal, d. h. die ältesten befanden sich im Stadium der beginnenden Gastrulation. Die 36 bis 38 Stunden alten zeigten dasselbe Stadium, ebenso die 38—40 Stunden alten, von denen die meisten Zerfallserscheinungen zeigten, zwei total zerfallen waren. Das letztere war bei sämtlichen 48—50 Stunden alten der Fall.

Eine Erklärung für diese Erscheinungen finden wir nur darin, daß sich die Eier, resp. Wabe, außerhalb des Stockes befand. Wir ersehen daraus, daß Eier außerhalb des Bienenvolkes zunächst auf dem innegehabten Entwicklungsstadium persistieren, und sobald sie längere Zeit unter solchen Bedingungen verweilen, zugrunde gehen.

Da nun Temperatur und Feuchtigkeit den Verhältnissen im Innern der Bienenkolonie möglichst angepasst waren, so drängt sich die Vermutung auf, daß noch weitere Faktoren bei der Weiterentwicklung eine Rolle spielen. Eine sehr wesentliche Stütze erhält diese Ansicht durch folgende Beobachtung. Wie jedem praktischen Bienenzüchter bekannt ist, üben Tracht, Witterung und andre Verhältnisse einen ganz ungemeinen Einfluß auf die Brutpflege aus. Treten ungünstige Umstände ein, so lassen die Bienen die Brut zugrunde gehen, werfen sie aus dem Stocke heraus oder sollen sie, nach andern Autoren, sogar auffressen. Der vergangene Sommer war nun für die Bienenzüchter Darmstadts ein in jeder Hinsicht ungünstiger und brachte dementsprechend Verhältnisse mit sich, die auf die Brutpflege störend einwirken mußten. Nur hierdurch kann ich mir den folgenden Fall erklären: Im Juli erhielt ich eine Sendung Eier, die nach der beschriebenen Methode gesammelt, im Alter von 36 bis 46 Stunden standen. Obwohl diese ihre gesamte Entwicklung innerhalb des Volkes gemacht hatten, also jedenfalls von äußeren Einflüssen verschont geblieben waren, zeigten sie sämtlich einen starken Zerfallsprozeß. Die Königin war dieselbe, von der früher und später noch zahlreiche Eier gewonnen wurden, die eine normale Entwicklung durchgemacht hatten. Der zitierte Fall scheint sehr für die Notwendigkeit der Annahme einer Brutpflege auch während der Embryonalentwicklung zu sprechen.

Der zweite Punkt, der hier Erwähnung finden soll, ist der Einfluß, den hohe Temperaturen auf die Eientwicklung ausüben. Ende Mai herrschte eine ganz abnorme Hitze. Zu dieser Zeit erhielt ich

eine Sendung Eier, die nach meiner Berechnung einige wichtige aber noch fehlende Stadien enthalten mußte. Das Material war nach der bekannten Methode gesammelt, also in seinem Alter genau bestimmt. Die Untersuchung aber zeigte, daß die jüngsten der Eier ein Entwicklungsstadium aufwiesen, das unter normalen Verhältnissen frühestens 4—5 Stunden später hätte erreicht werden können. Ein Irrtum in der Zeitbestimmung ist ausgeschlossen. Ein Grund für die raschere Entwicklung dürfte daher nur in der hohen äußeren Temperatur gegeben sein. In neuerer Zeit haben ja auch mehrfache Beobachtungen an andern Objekten gezeigt, daß dieser tatsächlich ein derartiger hoher Einfluß auf die Entwicklung zukommt.

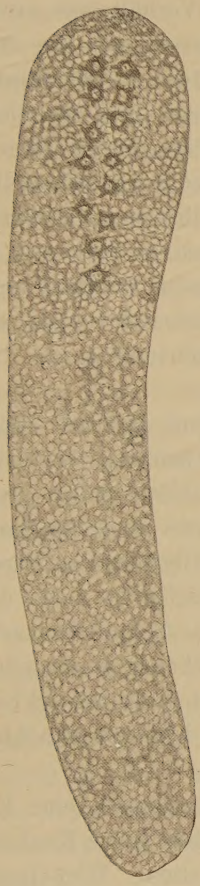
Zum Schlusse noch einige Worte über die angewandte Technik. Die Eier wurden zur besseren Orientierung vorgefärbt, in lückenlose, meist 5 μ dicke Serienschnitte zerlegt und mit warmem Wasser aufgeklebt. Zum Vorfärben wurde Parakarmin oder Delafieldsches Hämatoxylin verwandt. Zur Schnittfärbung erwiesen sich am geeignetsten: Delafieldsches Hämatoxylin, differenziert mit in Xylol gelöster Pikrinsäure und Hämatein Apathy I^A, Rubin, pikrinsaures Ammon.

Die Bildung des Blastoderms.

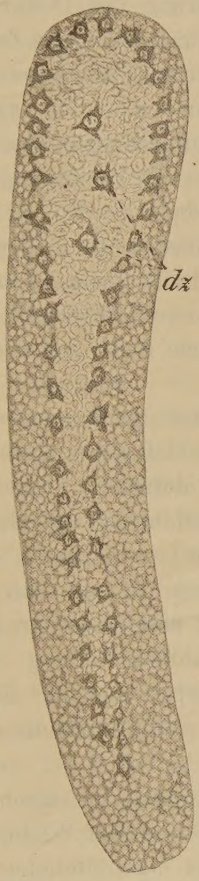
Der erste Furchungskern, über dessen Bildung Blochmanns und Petrunkewitschs Untersuchungen Aufschluß geben, liegt ziemlich nahe am vorderen Pole in der Eiachse. Er teilt sich zunächst in zwei, dann vier usw. Kerne, die in rascher Reihenfolge dem hinteren Eipole zu wandern. Ihre Bahn ist dabei zunächst ziemlich parallel der Längsachse des Eies, so daß sie auf einem Sagittalschnitte zwei parallele Längsreihen von mit Plasmahöfen umgebenen Furchungskernen darstellen (Textfig. 1). Während nun eine Vermehrung und Wanderung der Kerne nach dem hinteren Eipole zu statt hat, parallel der Eiachse, weichen gleichzeitig die nach dem vorderen Pole zu gelegenen Kerne in zentrifugaler Richtung auseinander. Ihre Gesamtheit bildet alsdann eine etwa birnförmige Figur und ein Sagittalschnitt durch ein Ei auf diesem Stadium zeigt uns das auf Textfig. 2 wiedergegebene Bild.

Die Tendenz, nach der Peripherie zu rücken, pflanzt sich nur allmählich auf die Kerne der hinteren Eiregionen fort. Während daher die vorderen den Eirand schon erreicht haben, liegen die hinteren noch ziemlich zentral und gelangen dementsprechend viel später dorthin. Die vorderen Regionen des Eies eilen also offenbar den hinteren in der Entwicklung voraus.

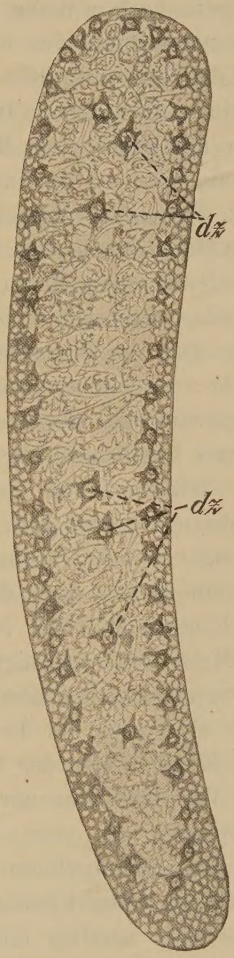
Am vorderen Pole, auf der Konvexseite, etwa an der Stelle, an der auf späteren Stadien die Gastrulationseinstülpung auftritt, lagern sich die ersten Kerne an die Peripherie an (Textfig. 3). Nun gelangen in rascher Reihenfolge die weiter nach hinten zu gelegenen



Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

ebenfalls dahin. Hierbei scheint ein etwas modifiziertes Verhalten zwischen Konkav- (späterer Dorsal-) und Konvex- (späterer Ventral-) seite stattzuhaben, insofern die Kerne ersterer etwas früher als die letzterer die Peripherie erreichen.

Die Gestalt der jetzt ziemlich peripher lagernden Furchungszellen, die wir vielleicht besser nach Analogie ähnlicher bei Wirbel-

tieren vorkommender Gebilde als Merocyten bezeichnen, ist birnförmig bis rund. Die Bezeichnung Merocyten führte RÜCKERT bei Wirbeltieren für solche Kerne ein, die, von einem Plasmahofe umgeben, im Dotter liegen, und die sich später am Aufbau des Embryo aktiv beteiligen. Im Gegensatze zu ihnen bezeichnete er die nicht im Dotter liegenden blastodermbildenden Zellen als Holocyten. Nun liegen ja bei Insekten infolge der zentralen Lagerung des Dotters die Verhältnisse etwas anders, da sämtliche Blastodermzellen aus Zellen hervorgegangen sind, die den Merocyten RÜCKERTS gleichzusetzen wären. Nichtsdestoweniger wollen wir im folgenden als Merocyten bezeichnen sämtliche mit Plasmahof umgebene Furchungskerne, die im Dotter liegen. Die Merocyten lagern nun an der Peripherie dichtgedrängt aneinander. Die Größe ihrer Kerne beträgt 1,5—1,7 μ. Diese liegen am äußeren Rande, während das Zellplasma nach dem Innern zu gelagert ist (Fig. 1). Ein eigentliches Blastoderm ist auf diesem Stadium noch nicht ausgebildet, insofern zwar die Zellen gegeneinander wohl abgegrenzt sind, dagegen noch keine scharfe Abgrenzung gegen den Dotter hin bemerkbar ist.

Während nun die Zellen am Vorderpole schon ziemlich dicht aneinandergefügt sind, zeigt sich am hinteren Pole zunächst eine viel weniger innige Verbindung derselben. Erst allmählich gehen auch sie eine solche ein; die Ausbildung des Blastoderms schreitet demnach nur allmählich von vorn nach hinten vor. Allerdings ist diese zeitliche Differenz nicht so groß, als man das vielleicht nach der Anwanderung der Merocyten hätte erwarten können. Jedenfalls macht sich aber auch bei der Blastodermbildung ein zeitliches Vorauseilen der Entwicklung des Vorderpols vor der des Hinterpols bemerkbar, ein Verhalten, das wir auf späteren Stadien noch häufig beobachten werden.

Am mikropylaren (vorderen) Pole macht sich zugleich eine Erscheinung bemerkbar, die von großer Wichtigkeit ist. Seine Konkavseite zeigt nämlich ein ganz eigentümliches Verhalten. Hier legen sich die blastodermbildenden Zellen nicht dicht aneinander, sondern es macht sich eine Stelle bemerkbar, an der sie kein enges Gefüge bilden, sondern nur locker nebeneinander liegen (Fig. 1). Da auf diesem Stadium die einzelnen Zellen noch nicht scharf kontouriert sind, so kann man von einer Unterbrechung des Blastoderms noch nicht reden. Sobald dieses aber wohl ausgebildet ist, sehen wir auf einem medianen Sagittalschnitte (Fig. 2), daß es an dieser Stelle tatsächlich unterbrochen ist, und daß hier der Dotter zutage

tritt. Mit der erst allmählich nach hinten fortschreitenden oben beschriebenen Ausbildung des Blastoderms mag es zusammenhängen, daß bei einem wenig älteren Stadium die beschriebene offene Stelle noch klarer wird (Fig. 3) und erst jetzt ihre definitive Größe erreicht. Sie stellt, wie durch die Verhältnisse späterer Stadien noch deutlicher werden wird, nichts andres dar als den Blastoporus der Bieneneiblastula. Freilich unterscheidet sich diese Blastula wesentlich von dem, was wir bei andern Klassen des Tierreichs so zu nennen gewohnt sind, da sie nicht einen Hohlraum umschließt, sondern von Dotter erfüllt ist.

Bis jetzt wurde dieses Entwicklungsstadium des Bieneneies in seinem Wesen noch nicht erkannt. Es muß daher an dieser Stelle betont werden, daß der Blastoporus besonders an jüngeren Blastulastadien leicht übersehen werden kann und auch auf einem Stadium, wie es Fig. 3 darstellt, nur dann deutlich ins Auge fällt, wenn die Schnittserie mit stärkeren Vergrößerungen durchsucht wird.

An andern Objekten wurden bis jetzt nur von wenigen Autoren analoge Erscheinungen beobachtet. Will und neuerdings Noack haben bei Aphiden resp. Dipteren nachgewiesen, daß auch bei Vertretern dieser Ordnungen der Insektenklasse das Blastoderm nicht völlig geschlossen wird, sondern daß an einem Pole eine Lücke bestehen bleibt. Beide stimmen ferner darin überein, daß von dieser Stelle aus Zellen in den Dotter einwandern und daß auf diese Weise die Dotterzellen (nach Will zugleich das Entoderm) gebildet wird. Wie sich diese Verhältnisse im Bienenei abspielen, wird weiter unten gezeigt werden.

Mit Recht legen beide Autoren auf Grund ihrer Befunde hohen Wert auf die beschriebenen Verhältnisse und betonen sie als sehr wichtig für das Verständnis der Entwicklungsvorgänge im Insektenei. Eine besonders hohe Bedeutung legt ihnen Will bei, und schon er erkannte in der Blastodermunterbrechung den Blastoporus der Aphidenblastula.

Die Bildung der Dotterzellen.

Auf den frühesten Stadien der Furchung, also solange die Kerne noch zwei parallele Reihen bilden, ist das Vorhandensein von Dotterzellen noch nicht zu konstatieren und alle Zellen sind gleichartig. Sämtliche Merocyten besitzen denselben Bau und gleiche Größe. Färbungsunterschiede sind ebenfalls nicht wahrnehmbar, noch hat die Untersuchung mit den stärksten Vergrößerungen einen Anhaltspunkt

dafür ergeben, daß einzelne Furchungskerne zur Bildung von Dotterzellen besonders prädestiniert seien.

Ein Unterschied zwischen Dotter- und Furchungszellen kann daher auf jüngeren Stadien lediglich auf Grund ihrer Lageverschiedenheit konstruiert werden. Eine solche tritt schon auf einem relativ jugendlichen Entwicklungsstadium ein, nämlich dann, wenn die ersten Zellen beginnen, in zentrifugaler Richtung auseinander zu weichen (Textfig. 2). Schon auf diesem Stadium bemerken wir, wie einzelne Zellen im Innern zurückbleiben (*dz*). Sie stellen die ersten Dotterzellen dar.

Zunächst unterscheiden sie sich kaum von den blastodermbildenden Zellen. Erst wenn diese bis ziemlich an die Peripherie vorgedrungen sind, macht sich ein beträchtlicher Größenunterschied bemerkbar. Die Größe der Dotterzellen beträgt dann etwa 2,2—2,4 μ, während die der blastodermbildenden Zellen nur etwa 1,7 μ beträgt. Diese Tatsache findet ihre Erklärung in der außerordentlichen Vermehrung der Furchungskerne.

Die Dotterzellen verharren währenddessen nicht etwa im Zustande der Ruhe. Ihre Lebenstätigkeit macht sich vielmehr in zweierlei Weise bemerkbar. Einmal durch ihre, freilich nicht sehr lebhafte, Teilung und dann durch die damit verbundenen, gleichfalls geringen Wanderungen. Infolgedessen sehen wir auf dem Stadium, das Fig. 1 und 2 wiedergeben, mehrere einzelne, im Dotter zerstreute Dotterzellen.

Sie alle stammen von den wenigen, schon auf den frühesten Stadien im Eiinnern zurückgebliebenen Merocyten ab, nicht etwa auch von solchen, die die Peripherie schon erreicht hatten und dann in den Dotter zurückgewandert sind. Für die Richtigkeit dieser unsrer Annahme sprechen sowohl die Lage als die relative Häufigkeit der Dotterzellen. Vor allem aber deren weiteres Schicksal, das wir weiter unten kennen lernen werden. Außerdem müßten blastodermbildende Zellen, die von der Peripherie wieder ins Dotterinnere eingewandert wären, in ihrer Größe wesentlich mit den von vornherein zurückgebliebenen differieren.

Beide Arten der Dotterzellbildung, also sowohl durch a priori zurückgebliebene, wie von der Peripherie wieder eingewanderte Merocyten gebildete, wurden schon häufig beschrieben. Die erstere wurde u. a. von Graber, Blochmann und Kowalevsky beobachtet, letztere von Graber, Will, Metschnikoff, Wheeler, Voeltzkow u. a. m. Bei diesem letzten Modus der Dotterzellgenese können wir abermals

zweierlei Bildungsweisen unterscheiden. Einmal können Merocyten von jeder beliebigen Region der Peripherie aus einwandern, oder nur von einem bestimmten Punkte aus. Beide Arten wurden beobachtet. Erstere z. B. von Graber (diffuse Gastrula), letztere z. B. von Will. Besonderes Interesse beanspruchen die Befunde Noacks an *Calliphora*. Bei dieser Muscide nämlich hat der genannte Autor beide Arten der Dotterzellbildung angetroffen, ein vorzüglicher Beweis dafür, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen ihnen nicht besteht.

Schon Korschelt und Heider haben das erkannt und dargetan, daß dies verschiedene Verhalten wahrscheinlich nur durch eine Art Abkürzung in der Entwicklung bedingt ist. Zugleich haben genannte Autoren die Frage beantwortet, welche der beiden Bildungsweisen die ursprünglichere ist. In Übereinstimmung mit ihnen betrachtet man jetzt allgemein die Entstehung der Dotterzellen aus zurückgebliebenen Merocyten als das sekundäre Verhalten.

Nach den Beobachtungen Heymons besteht aber trotzdem eine Verschiedenheit zwischen den im Dotter vorhandenen Zellelementen; und er unterscheidet demgemäß zwischen Dotterzellen und Paracyten. Diese Trennung begründet er mit deren verschiedener Genese und Habitus. Als Dotterzellen bezeichnet unser Autor die großen, blasigen, im ganzen Dotter zerstreuten Zellen. Sie sollen die Nahrungsaufnahme infolge Zersetzung des Dotters erleichtern und schließlich zugrunde gehen. Sie stammen von Merocyten ab, die entweder von vornherein im Dotter zurückgeblieben sind, oder von solchen, die die Peripherie schon erreicht hatten und dann zurückgekehrt sind. Die Paracyten hingegen sind aus dem fertigen Blastoderm eingewanderte Zellen, Blastodermzellen, deren Chromatinsubstanz sich zusammenballt, und deren Kernkörperchen neben diesen Chromatinballen liegen. Sie sind ihrer Genese nach bedeutend kleiner als die Dotterzellen. Auch liegen sie in den oberflächlichen Partien des Dotters und besonders häufig wurden sie in der Umgebung der Geschlechtszellen beobachtet.

Außer andern Autoren, darunter vornehmlich Schülern Heymons, tritt auch Noack für die Notwendigkeit einer Trennung der im Dotter vorkommenden Zellelemente in Heymonsschem Sinne ein: »Vergleicht man diese Darstellung der Paracytenbildung mit der Kerneinwanderung vom hinteren Eipole der Musciden, so zeigen die Fig. 29—31 mehrfach die zusammengeballte Chromatinsubstanz, und zwar sowohl bei den einwandernden Blastodermkernen, wie auch bei den Polzellkernen. Bei einem Teil der einwandernden Kerne aber bleibt die

Chromatinsubstanz feinkörnig verteilt. Diese Kerne werden zu Dotterzellen, während die andern zweifellos den Paracyten Heymons gleichzustellen sind.«

Andre Autoren, die ebenfalls Wanderungen von Zellmaterial aus dem Blastoderm in den Dotter nachgewiesen haben, lassen die Frage, ob die von ihnen gefundenen Zellen mit den Paracyten Heymons übereinstimmen, zumeist offen.

Bei *Apis mellifica* wurde die Bildung von Paracyten oder Paracyten ähnlichen Zellen niemals beobachtet. Auf keinem Stadium konnte die Auswanderung von Zellmaterial aus dem Blastoderm festgestellt werden. Dagegen lagern sich auf späteren Stadien zahlreiche und viel kleinere Zellen in der Nähe des Blastoderms, und zwar am Blastoporus an. Sie sind jedoch, wie wir bei Betrachtung des Schicksals der Dotterzellen sehen werden, sämtlich Abkömmlinge dieser, deren Kerne nach völliger Ausbildung des Blastoderms und Blastoporus einer rapiden Vermehrung anheimfallen, so daß aus wenigen Dotterzellkernen durch Teilung eine große Zahl derselben hervorgeht.

Die Kernteilungen erfolgen stets auf karyokinetischem Wege. Zwar wurde schon oben erwähnt, daß Mitosen ziemlich selten sind, jedoch gelang es in mehreren Fällen sehr deutliche Spindeln nachzuweisen. Eine Dotterzelle im Spindelstadium zeigt Fig. 4. Bei dieser Gelegenheit möge auf folgende Beobachtung Wills hingewiesen werden. Schon bei seinen frischen Präparaten war es ihm gelungen, häufig eine Kernplatte zu beobachten, die er für den Durchschnitt der Mittelplatte einer Spindel hielt, konnte seine Ansicht aber nicht beweisen. Erst als er gelegentlich seiner zweiten Arbeit vier Jahre später seine alten Präparate noch einmal untersuchte, sah er, daß seine ursprüngliche Ansicht richtig war. Jetzt hatten sich die Präparate so sehr aufgehellt, daß es ihm gelang: »Nicht nur Kerne mit zwei parallelen Kernplatten nachzuweisen, sondern sogar in manchen Fällen jene, die Kernplatten verbindende Faserzüge zu erkennen, welche die Kernfigur mit Bestimmtheit als das bekannte Tonnenstadium charakterisieren.« Da er diese Erscheinung bereits am ersten Furchungskern, sowie allen andern Stadien auffand, »so ist unzweifelhaft festgestellt, daß sich . . . . . sämtliche Kernteilungen auf dem Wege der Karyokinese vollziehen«.

Vielleicht trägt gerade der Umstand, daß die Präparate nicht genügend aufgehellt sind, die Schuld, daß eine direkte Beobachtung der mitotischen Figur trotz unsern vollkommneren Hilfsmitteln auf

jüngeren Stadien so relativ selten möglich ist. Jedenfalls kann das Fehlen von Spindelfiguren nicht, wie das schon geschehen ist, als Beweis für den Zerfall der Dotterzellen herangezogen werden.

Weitaus die Mehrzahl aller Autoren nimmt einen solchen Zerfall der Dotterzellen an, der sich auch vollkommen deckt mit der allgemein üblichen Auffassung von deren Funktion. Diese soll darin bestehen, daß die Dottermerocyten die Auflösung des Dotters beschleunigen, und somit seine Resorption erleichtern.

Dieser Ansicht kann ich, was die Verhältnisse bei *Apis mellifica* anlangt, nicht beipflichten. Hier findet nicht nur kein Zerfall, sondern im Gegenteil eine außerordentlich lebhafte Vermehrung statt. Schon dieser Umstand weist darauf hin, daß die Dotterzellen berufen sind, eine sehr wesentliche Rolle in der Entwicklung des Bieneneies zu spielen, und bei der Betrachtung ihres Schicksals werden wir diese Ansicht sich vollauf bestätigen sehen. Die Möglichkeit des Zerfalls einzelner Dotterzellen soll natürlich nicht geleugnet werden, wenngleich kein zwingender Grund für diese Annahme vorhanden ist.

Bezüglich der Funktion der Dottermerocyten hat schon Noack in seiner Muscidenarbeit gegen die oben erwähnte, allgemein übliche Auffassung Stellung genommen. Er sieht vielmehr in ihnen, d. h. dem »im Dotter liegenden Plasma mit den darin verteilten Kernen« ein Stützgerüst, schreibt ihnen also eine rein mechanische Funktion zu. Diese Auffassung läßt sich auf die Verhältnisse bei *Apis* nicht übertragen. Hier verteilen sich nämlich die Zellen nicht im Dotter, was ja bei einem Stützgewebe der Fall sein müßte, sondern im Gegenteil, sie konzentrieren sich auf einen Punkt hin, Verhältnisse, die wir sogleich werden kennen lernen.

Das Schicksal der Dotterzellen und ihre Beziehungen zum Blastoporus.

Auf Fig. 2 sehen wir die Abbildung eines Sagittalschnittes durch ein etwa 25 Stunden altes Ei. Der Blastoporus ist gut ausgebildet und ebenso das Blastoderm. Im Dotter sind relativ wenige Dotterzellen eingelagert. Fig. 3 zeigt ein etwa 2 Stunden älteres Stadium. Abermals sehen wir den Blastoporus, der sich inzwischen in der oben beschriebenen Weise erweitert hat. Auch auf diesem Stadium sehen wir nur wenige Dotterkerne, die aber einen größeren Protoplasmahof um sich gezogen haben, der auf bald eintretende Kernteilungen hinweist. Das nächste Stadium (Fig. 5) zeigt die Richtigkeit

unsrer Annahme und somit ein gänzlich verändertes Bild. Am Blastoporus hat sich keine Umwandlung mehr vollzogen, wohl aber haben sich die Dotterzellen lebhaft geteilt. Ihre Kerne liegen zu größeren oder kleineren Haufen zusammengeballt im Dotter und sind naturgemäß viel kleiner als die der Mutterzellen; etwa so groß wie die Blastodermkerne. Man könnte sie daher leicht für paracytenähnliche, aus jenem eingewanderte Zellen halten. In Wirklichkeit ist aber das gerade Gegenteil der Fall, denn sie wandern nicht vom Blastoderm in den Dotter, sondern aus dem Dotter ans Blastoderm, oder genauer gesagt an den Blastoporus. Der Umstand, daß nach unserm Verfahren eine genaue Altersbestimmung ermöglicht war, erleichterte die Beurteilung dieser Verhältnisse wesentlich, und so konnte denn mit Leichtigkeit die beginnende und fortschreitende Teilung der Dotterzellkerne mit zunehmendem Alter nachgewiesen werden. Doch auch weitere Gründe beweisen die Richtigkeit unsrer Ansicht. Wären nämlich die zu kleinen Haufen zusammengeballten Dotterzellen infolge einer Auswanderung von Zellmaterial vom Blastoderm aus entstanden, dann müßten die großen blasigen Dotterzellen früherer Stadien doch irgendwo zu sehen sein, und außerdem müßten Veränderungen am Blastoporus vor sich gegangen sein. Das alles aber ist nicht der Fall, und damit allein ist schon der Beweis gegeben, daß die zitierten Zellen durch Teilungsvorgänge aus den Dotterzellen entstanden sind. Am deutlichsten aber spricht das Schicksal der so entstandenen Zellhaufen.

Die Fig. 6—9 belehren uns darüber. In Fig. 6, die den Sagittalschnitt durch ein wenig älteres Stadium, als in Fig. 5 abgebildet ist, wiedergibt, sehen wir einen ziemlich mächtigen Zellpfropf, der sich am Blastoporus angelagert hat und somit einen Verschluß desselben bildet. Veränderungen am Blastoporus selbst haben sich nicht zugetragen. Die zahlreichen, ziemlich mächtigen Dotterzellhaufen, wie sie uns Fig. 5 im Dotter verteilt zeigte, sind zum größten Teil verschwunden, und nur noch wenige lagern in den tieferen Regionen. Über die Genese des am Blastoporus angelagerten Zellpfropfes kann daher kein Zweifel bestehen. Er stellt nichts andres dar als die Summe der hierher zusammengewanderten Dotterzellen. Die Zellgrenzen derselben sind in ihm nicht zu erkennen. Vielmehr scheint er zusammengesetzt aus einer dunkler gefärbten grobkörnigen Grundsubstanz, in die zahlreiche Kerne eingelagert sind, so daß man von einem Syncytium reden kann.

In Fig. 7 können wir deutlich erkennen, wie mehrere Dotterzellen

gerade im Begriffe sind, sich an den schon vorhandenen Dotterzellpfropf anzulegen. Auf diesem Bilde sehen wir weiter, daß letzterer etwas nach dem Pole zu verschoben ist, ein Verhalten, das in Fig. 8 noch deutlicher zutage tritt. Hier sehen wir, wie nun das Blastoderm sich anschickt, sich über ihn zu schieben, ein Prozeß, der schon in der vorhergehenden Figur angedeutet war und auf der folgenden vollendet ist (Fig. 9), so daß der Blastoporus fast geschlossen ist. Der Dotterzellpfropf wird infolgedessen in den Dotter hineingedrängt und lagert nun ziemlich polarwärts, nach der Ventralseite zu. Es scheint demnach eine allmähliche Verschiebung des Dotterzellpfropfs von der Dorsal- nach der Ventralseite stattzuhaben. Diese Verhältnisse konnten jedoch, da spätere in der Entwicklung sich an die besprochenen anschließende Stadien fehlen, nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Über das weitere Schicksal des bis hierher leicht zu verfolgenden Dotterzellsyncytiums konnte leider keine Klarheit geschaffen werden. Obwohl zahlreiche Präparate vorliegen, die ihrem Alter nach dazu geeignet sein müßten, Aufklärung zu geben, so zeigen sie immer nur Bilder, wie sie in Fig. 9, oder solche, wie sie in Fig. 11 wiedergegeben sind. In letzterer, die wir gelegentlich der Besprechung der Entodermbildung noch eingehender betrachten werden, vermissen wir den Dotterzellpfropf, der im vorhergehenden Stadium noch so mächtig war, vollständig. Es liegt somit die Vermutung nahe, daß er sich am Aufbaue des mit *ent* (Fig. 10) bezeichneten Zellmaterials beteiligt hat. Ob diese Vermutung richtig ist, muß, da Übergangsstadien fehlen, vorläufig noch unentschieden bleiben. Leider ist die Zeit schon zu weit vorgeschritten, als daß es möglich wäre, noch in diesem Jahre neues Material zu beschaffen. Die definitive Entscheidung dieser hochwichtigen und interessanten Frage muß daher für nächsten Sommer aufgeschoben werden.

Kehren wir zur Betrachtung unsrer Schnitte zurück. Zugleich mit der Verschiebung des Dotterzellpfropfs gehen auch andre, wichtige Veränderungen vor sich. Es macht sich nämlich eine Verschiedenheit in dem Verhalten der Zellen der Konkav- (Ventral-) und der Konvex- (Dorsal-) seite geltend. Die Zellen der Dorsalseite nämlich flachen sich allmählich ab. Dieser Vorgang macht sich bei weiterer Entwicklung immer mehr geltend und schließlich persistiert nur noch ein dünnes Plattenepithel. Im Gegensatz hierzu zeigen die Zellen der Keimstreifenseite die Tendenz, sich auszudehnen. Zugleich vermehren sie sich ziemlich lebhaft. Infolgedessen ist eine Ausdehnung

nur in ihrer Längsachse möglich; die Zellen der Ventralseite also werden zylindrisch.

Aber noch andre Veränderungen, deren Feststellung von weittragender Bedeutung für das Verständnis der Gastrulation ist, haben sich während der beschriebenen Entwicklungsvorgänge zugetragen. Auf Fig. 6 sehen wir, daß der Dotter dem Blastoderm der ventralen und dorsalen Seite gleichmäßig anlagert. In Fig. 7 bemerken wir, wie zwischen dem Blastoderm der Ventralseite und dem Dotter ein feiner Spalt auftritt. Eine besondere Bedeutung können wir ihm hier noch nicht zuschreiben, und man könnte geneigt sein, ihn als ein zufälliges Gebilde zu erklären. Daß das nicht der Fall ist, darüber belehren uns Fig. 8 und 9. In Fig. 8 ist jener Spalt schon wesentlich breiter und länger geworden, und in Fig. 9 sehen wir ihn als mächtigen, ausgedehnten, kegelförmig gestalteten Hohlraum vor uns. Die Basis des Kegels liegt am Pole, die Spitze am Blastoderm ventralwärts.

Dieser breite Spalt zwischen Dotter und ventralem Blastoderm ist von großer Wichtigkeit, und wir können ihn als Blastocöl bezeichnen. Hier nämlich tritt, wie unten gezeigt werden soll, die eigentliche Gastrulation auf. An dieser Stelle beginnt ein Einstülpungsprozeß, der bei fortschreitender Entwicklung zur Bildung einer mächtigen Zellanlagerung führt, die, wie wir sogleich sehen werden, die erste Anlage des Entoderms darstellt.

Ziehen wir nun zum Schlusse einen Vergleich zwischen unsern Befunden, soweit sie das Schicksal der Dotterzellen betreffen, und denen andrer Autoren, so scheinen sie im Widerspruch miteinander zu stehen. Wir wollen hierbei, da nur bei Musciden und Aphiden eine unserm Blastoporus vergleichbare Öffnung beschrieben ist, auch nur diese berücksichtigen. Von ihnen berichten uns Will und Noack übereinstimmend, daß eine Auswanderung von Zellen vom Blastoporus aus in den Dotter stattfindet, während wir bei *Apis* im Gegensatze dazu eine Wanderung der Dotterzellen nach dem Blastoporus hin konstatiert haben. Ein solches verschiedenartiges Verhalten bedarf der Erklärung. Es beruht offenbar nur auf der verschiedenen Entstehungsweise der Dotterzellen. Sowohl im Aphiden- als Muscidenei wandern sämtliche Merocyten an die Peripherie und erst von dort, und zwar vom Blastoporus aus, wieder in den Dotter. Nur ausnahmsweise bilden von vornherein zurückgebliebene Furchungskerne vereinzelte Dotterzellen. Umgekehrt liegen die Verhältnisse bei der Biene. Hier nehmen letztere ja sämtlich ihren Ursprung

von zurückbleibenden Furchungskernen. Erst wenn das Blastoderm wohlausgebildet ist, setzen sich diese in Bewegung und wandern unter lebhafter Teilung dem Blastoporus zu. Dort aber verbleiben sie nicht etwa, sondern jetzt tritt eine Wanderung in entgegengesetztem Sinne, nämlich vom Blastoporus aus weg, ein. Erst diese Wanderung wäre der von obengenannten Autoren beschriebenen gleichzusetzen. Eine Differenz besteht demnach nur darin, daß bei den Bienen die Dotterzellen en masse sich in Bewegung setzen, während bei den übrigen Insekten nur Einzelzellen einwandern.

Die Bildung des Entoderms und Mesoderms.

Ein Spalt, wie der, den wir als Blastocöl bezeichnet haben, wurde bis jetzt bereits mehrfach beobachtet, wie aus Zeichnungen mancher Autoren hervorgeht. Besonders erwähnt, und größere Bedeutung beigelegt, hat ihm meines Wissens nur Will. Er schreibt darüber: »Bei der ersten Anlage des Keimzylinders liegt die zum Keimstreif werdende Hülle desselben dem Blastoderm so dicht an, wie es bei der gegenüberliegenden Zylinderwand der Fall ist. Bald aber tritt zwischen Keimstreif[1] und Blastoderm ein Spalt auf, in welchen sofort nach seinem Erscheinen Entodermzellen hineinwandern, die zu diesem Behufe aus dem sekundären Dotter austreten. Schon in Fig. 16 macht sich das erste Stadium dieses Prozesses bemerkbar; in derselben ist der erwähnte Spalt eben angedeutet, und gleich schickt sich eine Entodermzelle an, denselben auszufüllen. Weiter ist der Prozeß in Fig. 17 .... gediehen; im ersten Bild ist bereits eine Entodermzelle an ihr Ziel gelangt, während andre im Begriffe sind, ihr zu folgen .... Diese ausgewanderten Zellen sind die ersten Vorläufer einer ausgedehnten Zellwanderung, die, wie gleich geschildert werden soll, erst später eintritt. .... Der geschilderte Spaltraum stellt die primäre Leibeshöhle dar.«

In letzter Zeit mehren sich die Beobachtungen, die erkennen lassen, daß bei Insekteneiern das Entoderm durch eine typische Gastrulaeinstülpung gebildet wird. Da nun bei Eiern, die dem Modus der superfiziellen Furchung folgen, eine Invagination unmöglich ist, ohne daß sich vorher ein Spalt zwischen Dotter und Blastoderm gebildet hat, so sollte man erwarten, daß ein solcher schon des öftern konstatiert worden wäre. Das ist aber nicht der Fall und eine Erklärung hierfür können wir entweder nur darin finden, daß, wenn

[1] Soll wohl heißen Dotter.

wirklich ein Spalt vorhanden war, diesem keine besondere Bedeutung zugemessen wurde, oder aber darin, daß zugleich mit der Ausbildung eines solchen auch der Invaginationsprozeß auftritt, so daß ein Blastocöl nicht in so charakteristischer Weise zur Ausbildung gelangt, wie das bei der Biene der Fall ist.

Übrigens ist auch bei diesem Objekte das Bestehen des Blastocöls nur von sehr kurzer Zeitdauer, und ebenso rasch verläuft der gleich zu schildernde Invaginationsprozeß. Auf dieses Verhalten dürfte es zurückzuführen sein, daß Grassi, der zum ersten Male die Bildung der vorderen Entodermanlage bei der Biene beobachtete und richtig deutete, das Entstehen des inneren Keimblattes auf Zellwucherung vom vorderen Eipole aus schilderte. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse etwas anders, denn nicht durch Wucherung, sondern durch einen Einstülpungsprozeß wird das Entoderm gebildet. Allerdings liegt auch mir unter all den zahlreichen Präparaten, die von Eiern dieses Entwicklungsstadiums angefertigt wurden, nur ein einziges vor, das den Invaginationsprozeß deutlich erkennen läßt. In den Fig. 11, 12 und 13 sind drei Schnitte aus diesem Präparate wiedergegeben, und zwar zeigt 11 das Bild eines Schnittes, der in der Serie einige Schnitte links, 13 einen solchen, der einige Schnitte weiter rechts von 12 gelegen ist.

Bevor jedoch auf ihre Besprechung näher eingegangen wird, sind einige Worte der Erklärung vorauszuschicken. Die Schnittrichtung des betreffenden Eies ist von der Sagittalebene um ein Bedeutendes abgewichen und beschreibt mit ihr einen Winkel von (schätzungsweise) 30°. Außerdem aber ist auch eine geringe Abweichung der Schnittachse von der Polachse zu konstatieren. Nichtsdestoweniger lassen sich die zu untersuchenden Verhältnisse recht gut an diesem Präparate erkennen. Nur muß stets in Betracht gezogen werden, daß ein Schrägschnitt vorliegt. Eine Folge des Abweichens von der Sagittalachse ist zunächst die, daß das Blastoderm auf beiden Seiten gleich gut ausgebildet erscheint, was auf einem Sagittalschnitte nicht der Fall wäre, da ja die Zellen der Dorsalseite auf diesem Stadium nur ein dünnes Plattenepithel darstellen. Eine weitere Folge ist die, daß die Einstülpungsöffnung auf dem Bilde mehr dem Pole genähert erscheint, als das in Wirklichkeit der Fall ist, und daß außerdem die Ausdehnung des Blastocöls weit nach der dorsalen Seite zu überzugreifen scheint. Eine Folge des Abweichens von der Polachse ist die, daß erst ein seitlich von der Mediane gelegener Schnitt die größte Ausdehnung des abgebildeten Zellpfropfs nach hinten zeigt.

Die Invaginationsstelle liegt (Fig. 12) ziemlich nahe am vorderen Pole auf der ventralen Seite des Eies, also am vorderen Rande der Keimstreifenseite, mit dem dieser an den nunmehr geschlossenen Blastoporus grenzt. Wir wollen gleich hier vorausgreifend erwähnen, daß es sich um dieselbe Stelle handelt, an der, allerdings auf sehr viel späteren Stadien, auch die Bildung des Stomodäums eintritt, Beziehungen, die auch bei andern Insektenordnungen mehrfach festgestellt worden sind, und auf die wir nochmals kurz zurückkommen werden, wenn wir den Gastrulationsvorgang, zu dessen Schilderung wir jetzt schreiten wollen, werden kennen gelernt haben.

Fig. 12 zeigt uns den Vorgang der Invagination. Das Blastoderm im Umkreise des vorderen Pols hat sich in das Blastocöl eingestülpt. Die Einstülpungshöhle nimmt fast den ganzen Raum desselben ein, ist also von relativ bedeutender Größe. Wir können sie als das Lumen des Archenteron ansprechen, das im übrigen von Dotter erfüllt ist. Als Folge der Invagination haben sich zwei Zellschichten gebildet, deren eine, im Blastocöl gelegene, wir als Entoblast, die andre, direkt aus dem Blastoderm hervorgegangene, als Ectoblast bezeichnen können. Die Zellen der ersten Entoblastanlage haben sich auf dem vorliegenden Stadium nach hinten und nach den Seiten hin lebhaft vermehrt, so daß ein ziemlich mächtiger Entoblastpfropf entstanden ist, der jedoch ausgehöhlt ist. Die Entoblastzellen sind polygonal und dicht aneinander gelagert, und erscheinen in ihrer Gesamtheit dunkler gefärbt als die des Ectoderms, die ihre Gestalt als Zylinderzellen nicht geändert haben. Karyokinesen wurden auf dem vorliegenden Präparate nur sehr selten gefunden, vielmehr scheinen sich die Kerne im Augenblicke der Konservierung im Zustande der Ruhe befunden zu haben. Gegen den Dotter hin ist das Entoblast zwar nicht scharf, aber immerhin relativ deutlich abgegrenzt. Allerdings ist es fraglich, ob dies Verhalten den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, und nicht etwa eine Folge des Schrägschnittes darstellt. Für diese Annahme sprechen sehr die Bilder, die uns Fig. 11 und 13 bieten.

In Fig. 13 liegen die Verhältnisse ganz anders. Hier sehen wir nichts mehr von der Invaginationshöhle. Vielmehr ist deren Seitenwand im Schnitte getroffen. Die Zahl von Zellen des Entoblastpfropfs ist außerordentlich groß. Die Kerne sind groß, blasig und hell gefärbt und unterscheiden sich in nichts von denen des Ectoblasts. Auffallend ist, daß auf diesem (wie auch den übrigen) Schnitte eine Grenze zwischen Dotter und Entoblast nicht gezogen werden kann.

Beide gehen vielmehr kontinuierlich ineinander über und scheinen in innigem Zusammenhange miteinander zu stehen. Dieser Eindruck wird noch erhöht durch das Vorhandensein mehrerer Dotterzellen, die bis nahe an das Entoderm herantreten.

Solche engere Beziehungen zwischen Dotter und Entoblast zeigen sich auch auf Schnitt 11. Auch hier geht letzterer allmählich in ersteren über, der umgekehrt in das Entoblast hineinragt. Im übrigen bietet uns dieser Schnitt, was den eigentlichen Zellpfropf anlangt, nichts Neues. Sehr wichtig aber ist, daß wir hier die weitere Entwicklung der inneren Keimblattanlage nach dem hinteren Pole zu verfolgen können, die sich uns als ein zungenförmiger Fortsatz an seinem Hinterende zeigt. Der einschichtige, aus prismatischen Zellen zusammengesetzte Fortsatz endet in einer dreieckigen mit der Spitze nach hinten gerichteten Zelle. An der Übergangsstelle des Entodermpfropfs in seinen Ausläufer schieben sich zwischen diesem und dem Blastoderm einige Entoblastzellen keilförmig ein und drängen ihn dicht an den Dotter. Infolgedessen wird das Blastocöl, das sich nach der Eimitte zu spaltartig fortgesetzt hat, nicht völlig erfüllt von Entoblastzellen, sondern ein Teil derselben persistiert zwischen Ectoblast und Entoblast und in den weiter nach hinten gelegenen Regionen zwischen Ectoblast und Dotter. Es scheint hiernach als ob in diesen mittleren Eipartien der Dotter für das Entoblast gewissermaßen vikariieren kann, indem der Dotter die Fortsetzung des Entoderms darstellt; eine Erscheinung, die wir für nicht unwichtig halten, und deren Bedeutung uns später noch klar werden wird.

In den persistierenden Teil des Blastocöls dringt nun abermals Zellmaterial ein, und zwar ebenfalls durch Invagination (Fig. 14). Es liefert, wie unten gezeigt werden wird, das Mesoderm.

Bevor wir jedoch zur Schilderung dieser Verhältnisse schreiten, müssen wir einige allgemeinere Betrachtungen über das Wesen des nunmehr besprochenen Gastrulationsvorganges einflechten. Eine ganz außerordentliche Ähnlichkeit besteht zwischen den Resultaten, die bei Bienen erzielt wurden, und denen, die Escherich und Noack bei Musciden erhalten haben. Diese Ähnlichkeit geht, was die Verhältnisse am Vorderpole betrifft, so weit, daß man die von genannten Autoren gegebenen Schemata ohne weiteres auf unser Objekt übertragen kann. Auch die Abbildungen der meisten übrigen Autoren, vielfach sogar solche von Vertretern der Ectodermtheorie, lassen bei den von ihnen untersuchten Objekten einen ähnlichen Vorgang vermuten. Allerdings liegen die Verhältnisse nicht immer so klar, als

das bei Hymenopteren und Dipteren der Fall ist. So lagern sich bei Lepidopteren nur relativ wenige Zellen dicht zusammen, um auf diese Weise einen nur unbedeutenden Entodermkeim zu bilden, der leicht übersehen werden kann. Das ist um so leichter möglich, als sich die übrigen Entodermzellen im Dotter zerstreuen und in ihrem Zusammenhange daher nur schwierig zu erkennen sein können. Ein weiterer und wesentlichster Faktor, der das Verständnis der Entodermbildung bei vielen Schmetterlingen sehr erschwert, ist in dem außerordentlich frühzeitigen Auftreten des Stomodäums gegeben. Dieses kann sich in manchen Fällen fast gleichzeitig mit der Entoderminvagination ausbilden, wodurch leicht irrtümliche Deutungen hervorgerufen werden können. Heymons scheint durch solche Verhältnisse tatsächlich getäuscht worden zu sein, indem er die Entodermzellen in ihrem Wesen verkannte, und sie als Lamellenbildungen des zweifellos ectodermalen Anfangs- und Enddarms ansprach. Durch die Arbeit Schwangarts wurden jedoch auch die Verhältnisse bei Lepidopteren neuerdings klargelegt, und es kann demnach keinem Zweifel mehr unterliegen, daß auch bei ihnen ein typisches Entoderm angelegt wird und zwar im Prinzip in der gleichen Weise, wie wir das von *Apis* haben kennen gelernt.

Man könnte nun vielleicht versucht sein, die in Fig. 12 wiedergegebene Einstülpung als Stomodäum anzusprechen. Dieser Auffassung widerspricht allein schon der Umstand, daß sich ihr Lumen durch Zellwucherung sehr rasch schließt, und daß ein solider Zellpfropf entsteht (Fig. 10 *ent*), der sich durch Gestalt und Tinktionsfähigkeit seiner Zellen scharf vom Ectoderm abhebt. Die erste Anlage des Stomodäums tritt erst auf einem viel späteren Stadium auf, und zwar, wie schon erwähnt, an derselben Stelle, wo jetzt die Gastrulation stattfand. Die Bildung des Stomodäums wurde von mir mehrfach beobachtet. Eine eingehende Schilderung dieses Vorgangs kann jedoch an dieser Stelle nicht statthaben.

Wir haben bis jetzt absichtlich eine ganz wesentliche Erscheinung noch unbeachtet gelassen, nämlich die bipolare Entstehung des inneren Keimblattes. Wohl bei keinem Objekte wurden die sich hierbei abspielenden Vorgänge deutlicher beobachtet und klarer geschildert, als das durch Escherich und Noack bei den Musciden geschehen ist. Beide Autoren schildern übereinstimmend, daß sich am hinteren Ende des Keimstreifens genau dieselben Vorgänge abspielen wie am Vorderpole. Auch am Hinterpole erfolgt die Entodermbildung durch typische Gastrulation. Dasselbe scheint bei den Bienen ebenfalls der

Fall zu sein. Am Bieneneie ist jedoch das Studium der hinteren Entodermanlage sehr erschwert. Meist wird es schon durch die Art der Materialgewinnung unmöglich gemacht. Das Ei ist bekanntlich mit seinem hinteren Ende am Boden der Wabenzelle angeheftet. Es muß ihr vermittels einer gebogenen Nadel, oder eines feinen Pinsels entnommen werden. Auch bei der größten Vorsicht wird hierbei ein Druck ausgeübt, der stark genug ist, die äußerst zarten jugendlichen Eier an der berührten Stelle zu zerstören. Wenn daher am hinteren Pole Ausbuchtungen und Faltungen auftreten, so sind diese immer suspect und meist zeigen Vergleiche mit andern Serien, daß sie nur die Folge äußerer Einflüsse sind. Eine Gastrulaeinstülpung, wie sie am vorderen Pole stattfindet, konnte bis jetzt bei der Biene noch in keinem Falle mit Sicherheit nachgewiesen werden. Häufiger dagegen gelang der Nachweis eines, wenn auch nur kleinen Zellpfropfes an diesem Pole. Fig. 15 gibt ein solches Bild wieder. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Anhäufung von Zellmassen keine Kunstprodukte sind. Sie liegen, wie anticipierend bemerkt werden soll, an der Stelle, an der auf viel späteren Stadien das Proctodäum und die Vasa Malpighii auftreten. Wir können daher in ihnen wohl mit Recht die hintere Entodermanlage erblicken. Wie diese aber entstanden ist, darüber können wir nur Vermutungen aufstellen, da Bilder, die diese Verhältnisse klarlegen, bis jetzt noch fehlen. Da aber die Entwicklungserscheinungen am Vorderpole ganz vorzüglich mit den bei andern Objekten übereinstimmen, bei denen auch am hinteren Pole die Entodermentstehung durch Gastrulation nachgewiesen ist, so ist wohl ein Analogieschluß berechtigt. Am wahrscheinlichsten verdankt also auch das Entoblast des hinteren Pols seine Entstehung einer Gastrulaeinstülpung. Die Berechtigung dieses Schlusses wird noch eine wesentliche Stütze finden durch die Bilder, wie sie uns Querschnitte durch das Hinterende des Bieneneies zeigen. Auch diese stimmen ganz vorzüglich mit denen von Musciden beschriebenen und wiedergegebenen überein.

Kehren wir nun zur Schilderung der weiteren Entwicklungsvorgänge im Bienenei zurück, die wir bis zu dem in Fig. 11, 12 und 13 wiedergegebenen Stadium verfolgt hatten. Es mag mit der Besprechung der in Fig. 10 und 14 wiedergegebenen Schnitte begonnen werden. In Fig. 10 sehen wir den Entodermkeim mächtig entwickelt. Er bildet, da das Lumen des Urdarmes von eingewucherten Zellen ausgefüllt ist, einen kompakten Zellkomplex. Sein zungenförmiger Fortsatz hat sich verlängert. Zwischen ihm und

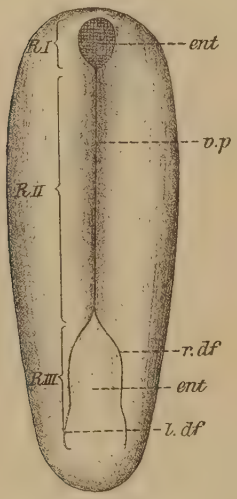
dem Ectoderm hat sich inzwischen eine weitere Zellschicht eingelagert, die die Mesodermanlage repräsentiert. Auf Sagittalschnitten durch dieses Stadium ist es daher unmöglich, die Entodermverlängerung nach hinten zu verfolgen, zumal da das Entoderm vom Mesoderm nicht scharf abgegrenzt erscheint. Es könnte daher fraglich sein, ob wir eine Neubildung vom Ectoderm aus vor uns haben, oder ob vielleicht nicht bloß das Entoblast mehrschichtig geworden ist.

Diese Zweifel werden gehoben durch das in Fig. 14 wiedergegebene Bild. Es stellt einen Sagittalschnitt durch ein nur wenig jüngeres Ei dar, als das in Fig. 10 abgebildete. Auf ihm erkennen wir leicht drei scharf voneinander getrennte Zelllagen. Das Entoderm hat sich nicht weit nach hinten ausgezogen und zeigt uns ein Bild, wie wir es schon von früher her kennen. Kurz vor seinem hinteren Ende nun sehen wir eine weitere Zelllage, die sich dicht an das Ectoderm anschmiegt und den noch persistierenden Teil des Blastocöls fast völlig erfüllt hat. Zwischen dieser neuen Zelllage und dem Entoblastfortsatze besteht zunächst noch ein feiner Spalt, der Rest des Blastocöls, als einzige Stelle, an der noch eine Kommunikation zwischen Dotter und Ectoderm besteht. Bei dem raschen Wachstum der beiden Keimblätter schließt sich auch dieser Kommunikationsspalt sehr rasch und wir erhalten alsdann ein Bild, wie es die schon besprochene Fig. 10 wiedergibt.

Die beiden zuletzt besprochenen Schnitte lehren uns also, daß die Entoderm- und Mesodermanlage am vorderen Pole getrennt voneinander vor sich gehen und zwar bildet sich zuerst das Entoblast und erst später das Mesoblast. Weiter sehen wir, daß sich beide so eng aneinander legen, daß mit Sicherheit die Grenze zwischen ihnen auf einem Sagittalschnitte nicht festgestellt werden kann. Dagegen wissen wir bis jetzt noch nicht, in welchen Beziehungen beide zueinander stehen.

Zur Untersuchung dieser Verhältnisse bedarf es des Studiums von Querschnitten. In den Textfiguren 5—46 habe ich eine größere Zahl von Schnitten einer Querschnittsserie halbschematisch wiedergegeben. Das Ei befand sich in einem Entwicklungsstadium, das etwa dem der Fig. 10 entspricht. Zur besseren Orientierung soll jedoch, bevor wir zur eingehenden Schilderung unsrer Querschnitte schreiten, auf ein aus ihnen schematisch rekonstruiertes Bild mit wenigen Worten verwiesen werden (Textfig. 4), während wir uns vorbehalten, uns noch näher mit ihm zu beschäftigen, wenn wir die Querschnitte kennen gelernt haben.

Wir sehen am Vorderpole einen mächtig entwickelten Zellkomplex, in dem wir mit Leichtigkeit den von uns geschilderten Entodermkeim (*ent*) wiedererkennen. Nach hinten zu läuft er in eine mediane, unpaare Furche, die sich etwa im letzten Drittel in einen linken und rechten Ast gabelt. Den unpaaren Teil der Furche wollen wir als Ventralplatte (*v.p*) bezeichnen, die beiden Gabeläste als Divertikelfalten (*df*). Der Grund, warum diese Bezeichnungen gewählt worden sind, wird bei Besprechung der Querschnitte von selbst klar werden und bedarf daher an dieser Stelle keiner Erläuterung.

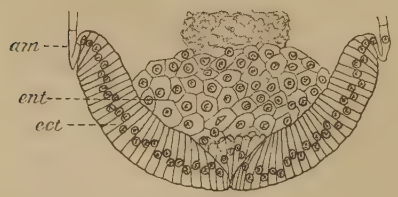


Textfig. 4.

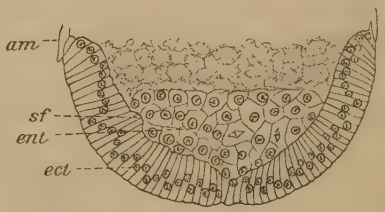
Weiter haben wir den Keimstreif in drei Regionen eingeteilt, die mit den Ziffern I—III bezeichnet werden mögen. Diese Einteilung ist nicht etwa eine willkürliche, sondern, wie wir sehen werden, durch das Verhalten des Mesoderms bedingt, das wir sogleich werden kennen lernen. Die Region I umfaßt die Textfig. 5 bis 12, Region II die Textfig. 12—34, Region III die Textfig. 35—46.

Schreiten wir nun zur Besprechung der Querschnitte.

Textfig. 5 stellt einen Querschnitt ziemlich nahe am Vorderpole dar, etwa an der Stelle, an welcher der Entodermkeim seinen größten Durchmesser besitzt. Auf der dorsalen Seite hat die Bildung des Amnion (*am*) begonnen, die allmählich das Ectoderm zu überschieben beginnt. Das Ectoderm ist ventralseits geschlossen und nur wenige Entoblastzellen (*ent*) schieben sich keilförmig



Textfig. 5.

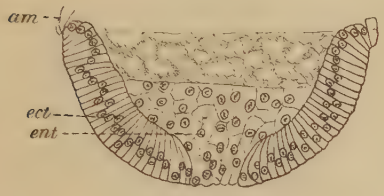


Textfig. 6.

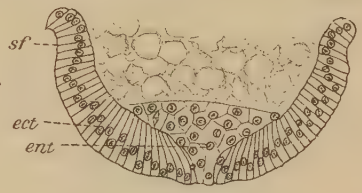
in es ein, ohne jedoch die Oberfläche zu erreichen. Auf den folgenden Schnitten (Textfig. 6) ist das Entoblast nicht völlig versenkt. Zunächst tritt es mit einer geringen, auf den weiter hinten liegenden Schnitten immer größer werdenden Zahl von Zellen zutage, um so

eine seichte Rinne zu bilden, die die linke und rechte Hälfte des Ectoderms voneinander trennt. Diese Rinne erreicht ihre größte Breitenausdehnung auf dem in Textfig. 7 wiedergegebenen Schnitte.

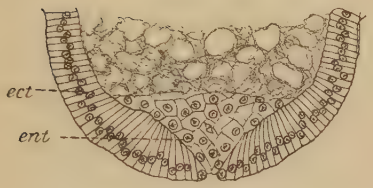
Sehr auffallend auf diesen Schnitten ist die ganz außerordentlich große Zahl von Karyokinesen. Die Spindeln nehmen dabei die verschiedensten Stellungen ein, woraus hervorgeht, daß Teilungen nach allen Dimensionen des Raumes vor sich gehen können.



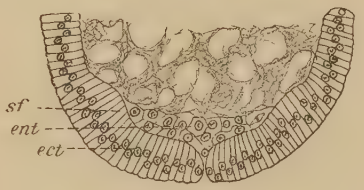
Textfig. 7.



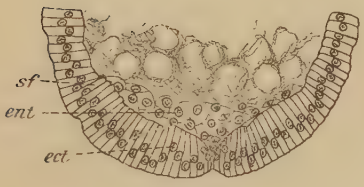
Textfig. 8.



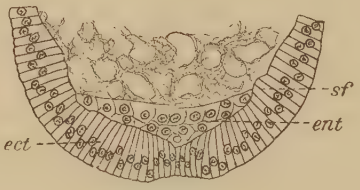
Textfig. 9.



Textfig. 10.



Textfig. 11.

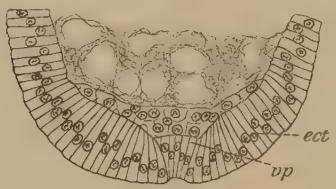


Textfig. 12.

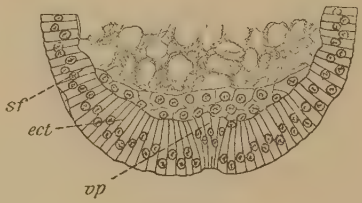
Die Amnionfalte ist auf den zitierten Schnitten noch deutlich zu erkennen, jedoch greift sie nicht mehr so weit nach der ventralen Seite hin über, wie das auf den ersten Schnitten der Fall war.

Auf den nun folgenden Schnitten, von denen einige in den Textfig. 8 und 9 wiedergegeben sind, verliert die Entodermrinne allmählich an Breitenausdehnung, um in Textfig. 10 überhaupt zu verschwinden. Zugleich bemerken wir, daß der Entodermkeim selbst sich immer mehr und mehr verschmälert, obwohl zahlreiche Karyokinesen darauf hinweisen, daß noch immer lebhafte Zellvermehrungen statthaben. Von der Anlage der Amnionfalte bemerken wir nichts

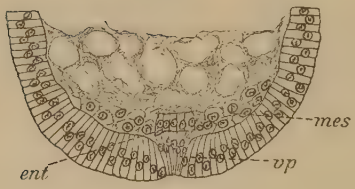
mehr. Nur eine flache Einbuchtung nach der dorsalen Seite hin deutet auf ihr Vorhandensein hin. Auch diese schwache Bucht ist auf den folgenden Schnitten (Textfig. 11) verschwunden. Jetzt macht sich aber auf beiden Seiten je eine kleine Einfaltung bemerkbar, die schon in der vorhergehenden Figur dadurch angedeutet war, daß die an dieser Stelle gelegenen Zylinderzellen um ein beträchtliches höher sind als die dorsal und ventral von ihnen gelegenen. Wir wollen sie als Seitenfalten (*sf*) bezeichnen.



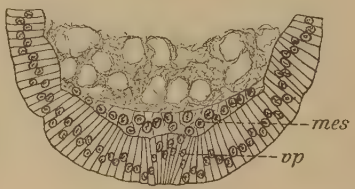
Textfig. 13.



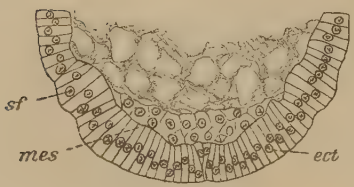
Textfig. 14.



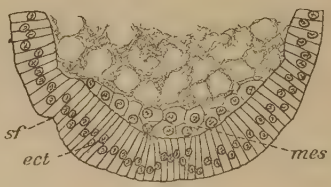
Textfig. 15.



Textfig. 16.



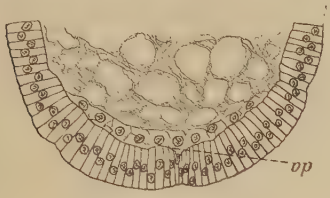
Textfig. 17.



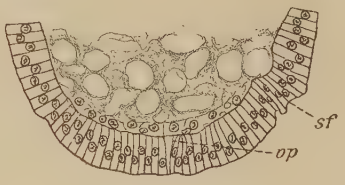
Textfig. 18.

Sie machen sich auch noch auf den folgenden Schnitten (Textfig. 11 und 12) bemerkbar, aber ebenfalls nur dadurch, daß die Zellen in der Gegend, wo wir sie vorher konstatierten, eine größere Längsausdehnung besitzen und höckerförmig in den Dotter hineinragen. Da die unterhalb des Ectoderms gelagerten Zellschichten dicht an diese Höcker grenzen, und ihre Zellen durch Färbungsunterschiede von den Zellen jener nicht differenziert sind, so kann leicht der Anschein erweckt werden, es habe hier eine seitliche Gastrulation statt. Das ist aber nicht der Fall, wenngleich nicht geleugnet werden soll, daß die Annäherung verschiedener Keimblätter an dieser Stelle für

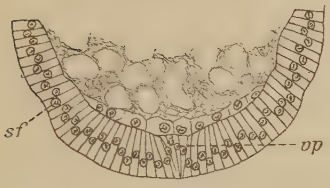
spätere Entwicklungsstadien vielleicht bei der Bildung der Stigmen nicht ohne Bedeutung sein mag. Einstweilen wollen wir uns jedoch



Textfig. 19.

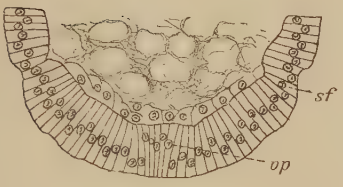


Textfig. 20.

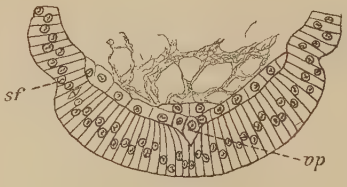


Textfig. 21.

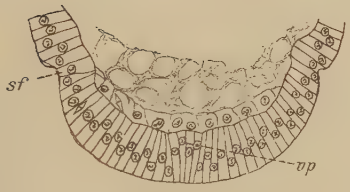
Textfig. 22.



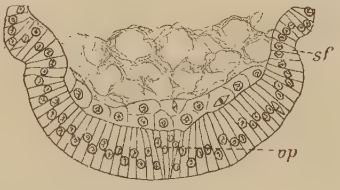
Textfig. 23.



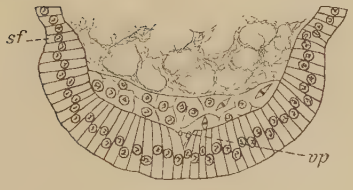
Textfig. 24.



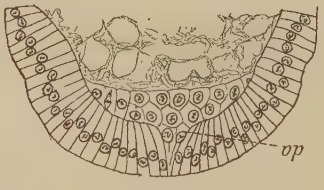
Textfig. 25.



Textfig. 26.



Textfig. 27.



Textfig. 28.

nicht mit der Frage, welcher Art diese Beziehungen sein können, aufhalten, sondern unsre Aufmerksamkeit zunächst hauptsächlich auf die

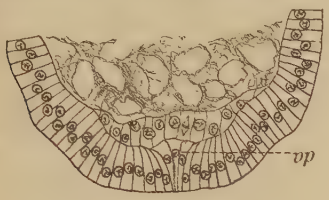
an der ventralen Seite gelegenen, jetzt vereinten Falten richten, und uns mit der Konstatierung des jedesmaligen, wie wir sehen werden, in Intervallen wiederkehrenden Auftretens der ersteren begnügen.

Textfig. 13 bietet uns im Vergleich zur vorigen ein wesentlich verändertes Bild. Die beiden ventralen Falten sind völlig verschwunden und an ihre Stelle ist eine unpaare Zellplatte (*vp*) getreten, die durch eine Einsenkung des Blastoderms entstanden zu sein scheint, so daß dessen linke und rechte Hälfte durch eine relativ beträchtliche Furche voneinander getrennt sind. Die Zellen dieser Platte, die wir als Ventralplatte bezeichnet haben (*vp*), erscheinen einige Schnitte weiter nach hinten bedeutend erhöht und reichen in die Ectodermzellen hinein. Zugleich ist die mediane Rinne noch ansehnlicher geworden.

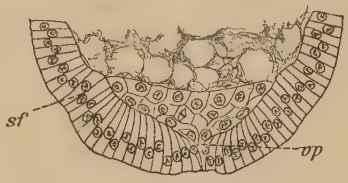
Die Seitenfalten sind indessen verschwunden, um sich aber auf unserm Schnitte wieder bemerkbar zu machen (Fig. 13 *sf*) und auf den folgenden wieder deutlicher zu werden (Textfig. 14). Auf diesem Schnitte hat sich die Ventralplatte etwas verbreitert. Sie erscheint uns hier als Zellmaterial, das eine Überleitung des Ectoderms in die unterhalb desselben gelegenen Zellschichten zu bewerkstelligen hat. Diesem letzteren können wir nicht mehr den Namen Entoderm geben, da es, wie wir bei Betrachtung des folgenden Schnittes sehen werden, nicht mehr ausschließlich Entoblastzellen enthält. Es beteiligen sich vielmehr auch Mesoblastzellen an seinem Aufbau, wenngleich auf dem vorliegenden Schnitte beide Keimblätter nicht scharf voneinander abgegrenzt erscheinen, was um so deutlicher in der Textfig. 15 der Fall ist.

Auf diesem Schnitte können wir deutlich drei verschiedene, scharf voneinander getrennte Zellkomplexe erkennen. Zunächst einen peripheren, das Ectoderm, an dem wir etwas Neues nicht beobachten können. Dann eine innere, nur aus wenigen Zylinderzellen bestehende Zelllage. Diese dicht aneinander lagernden fünf Zellen sind scharf konturiert und sowohl gegeneinander, als gegen das übrige vorhandene Zellmaterial wohl abgegrenzt. Sie unterscheiden sich von letzteren durch ihre Gestalt, ihre scharfen Konturen und außerdem dadurch, daß die Chromatinsubstanz ihrer Kerne auffallend dunkel gefärbt erscheint. Sie heben sich durch diese Eigentümlichkeiten klar und deutlich von den übrigen umliegenden Zellen ab, daß kein Zweifel darüber bestehen kann, daß sie einen andern morphologischen Wert besitzen als jene. Diese Zellen stellen die letzten Ausläufer des Entodermkeimes dar, und wir sind hier an der Übergangsstelle von Entoblast und Mesoblast angelangt. Auf dem folgenden, nicht

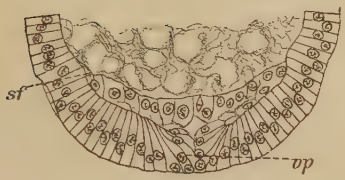
abgebildeten Schnitte sind die beschriebenen, hier noch so scharf gekennzeichneten Zellkerne verschwunden. An ihrer Stelle sehen



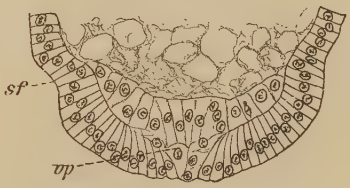
Textfig. 29.



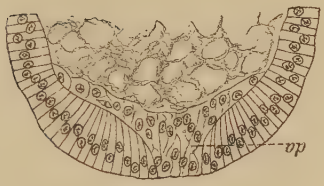
Textfig. 30.



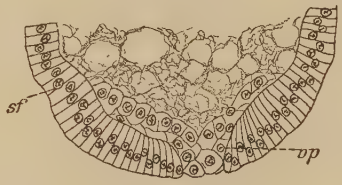
Textfig. 31.



Textfig. 32.

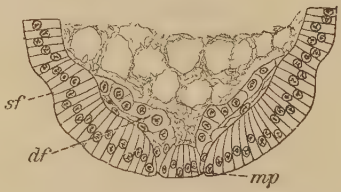


Textfig. 33.

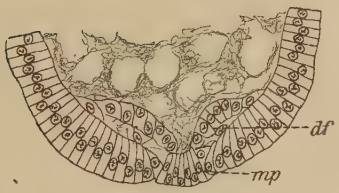


Textfig. 34.

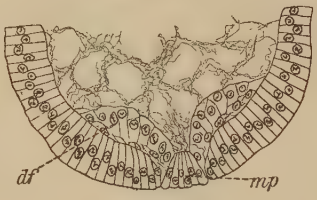
Textfig. 35.



Textfig. 36.



Textfig. 37.



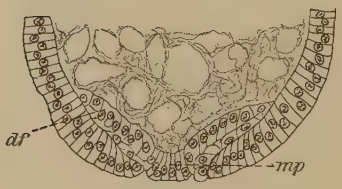
Textfig. 38.

wir nur noch Plasma, in dem noch einzelne Chromatinkörnchen, sowie wenige schwache Linien darauf hinweisen, daß wir hier die

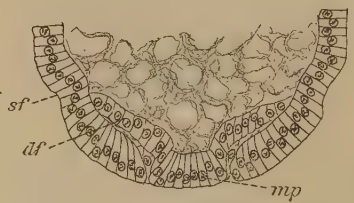
hintere Wand der letzten Entoblastzellen vor uns haben. Das zwischen Dotter und Ectoderm gelagerte Zellmaterial stellt also auf sämtlichen weiter hinten gelegenen Schnitten lediglich Mesoblast dar. Es bildet auf unserm Schnitte (Fig. 15) zwei Schichten, von denen die eine,

Textfig. 39.

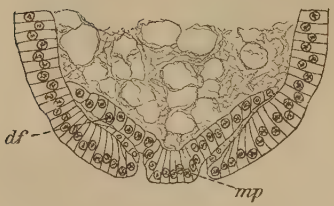
Textfig. 40.



Textfig. 41.



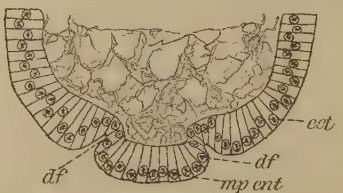
Textfig. 42.



Textfig. 43.

Textfig. 44.

Textfig. 45.



Textfig. 46.

innere, in die äußere umbiegt und diese ihrerseits in die Ventralplatte verläuft. Während nun die Genese des mittleren Keimblattes auf Sagittalschnitten nicht genügend aufgeklärt wurde, kann diese auf Querschnitten um so besser beobachtet werden.

Um nun die Frage der Entodermbildung zu entscheiden, dürfte

es ratsamer sein, nicht mehr in der jetzigen Weise vorzugehen, sondern unsre Aufmerksamkeit zunächst den Verhältnissen zu widmen, wie wir sie am hinteren Eipole antreffen. Von dort aus wollen wir in der Richtung nach dem Vorderpole vorschreiten und so in der Besprechung unsrer Querschnitte fortfahrend, wieder an unsern Ausgangspunkt zurückgelangen.

Auf dem Querschnitte Textfig. 46 sehen wir auf der ventralen Seite zwei seitliche Furchen (*df*) auftreten, die eine schwach vorgewölbte Platte begrenzen (*ent*). Durch das Auftreten dieser Furchen wird also eine Dreiteilung des ventralen Blastoderms eingeleitet. Auf der folgenden Fig. 45 sind diese Furchen bedeutend tiefer geworden. Die mittlere Platte ist nun nicht mehr, wie das auf den vorhergehenden Schnitten der Fall war, über das Niveau der Eioberfläche emporgewölbt, sondern liegt mit dieser auf gleicher Höhe. Sie geht ziemlich allmählich in das innere Blatt der rechten und linken ventralen Falte über. Dadurch aber, daß ihre Zellen bedeutend höher geworden sind, differenziert sie sich deutlich von den Zellen des letzteren. Noch klarer treten diese Verhältnisse auf den folgenden Schnitten (Textfig. 44) zutage. Hier bilden die beiden Furchen zwei seitliche, tief ins Eiinnere einragende Divertikel (*df*), von denen sich die mittlere Platte (*ent*) durch Gestalt und Anordnung ihrer Zellen deutlich abhebt. Der Dotter dringt dicht bis an letztere vor, schiebt sich also keilförmig in den Raum zwischen beiden Divertikeln.

Je weiter wir nun nach vorn vorgehen, um so schärfer hebt sich die Mittelplatte von den Divertikeln ab und um so innigeren Konnex zu ihr zeigt der Dotter. Ein solches Verhalten können wir leicht an der Textfig. 43 erkennen. Auf dieser Zeichnung macht sich auch eine Veränderung an den Divertikeln selbst bemerkbar, insofern ihre dem Ektoderm anlagernde Wand außerordentlich schmal erscheint. Diese Verschmälerung geht in der Gegend der Umbiegungsstelle in die innere Wand so weit, daß einzelne Zellen überhaupt nicht mehr erkannt werden können. Hier erscheint der äußere Divertikelast vielmehr als ein dünner, protoplasmatischer Beleg des Ectoderms, in den vereinzelte, elliptisch abgeplattete, kaum deutlich wahrnehmbare Kerne eingelagert sind. Das gleiche Verhalten macht sich auf den folgenden Schnitten (Textfig. 42) noch mehr bemerkbar und geht hier so weit, daß der Übergang der Divertikel in das Ectoderm kaum zu beobachten ist.

Wie unser Bild zeigt, hat die mittlere Zellplatte an Breitenausdehnung zugenommen. Zugleich bemerken wir auf dieser Figur als

neu auftretend zwei seitliche, nicht allzutiefe Falten, die auf der folgenden (Textfig. 41) und vorhergehenden (Textfig. 43) Figur nur schwach angedeutet, hier ihre größte Tiefe erreichen.

Textfig. 41, die fünf Schnitte weiter nach vorn liegt, als der in Textfig. 42 wiedergegebene Schnitt, zeigt uns, daß die mittlere Platte wieder schmaler geworden ist und daß die Divertikel wieder deutlich als solche erkannt werden können. Im Gegensatze ähneln die weiter nach vorn von hier liegenden Querschnitte wieder mehr den entsprechenden nach hinten liegenden, so daß wir in Textfig. 40 ein Bild erhalten, das uns außerordentlich an das in Textfig. 42 wiedergegebene erinnert. Auf ihm nämlich sehen wir die Mittelplatte als breite Zelllage, während die Divertikel als solche nur schwierig zu erkennen sind.

In noch auffallenderem Maße zeigen uns die weiter nach vorn gelegenen Schnitte (Textfig. 36—39) eine in Intervallen wiederkehrende abwechselnde Verschmälerung und Verbreiterung der mittleren Platte, sowie eine dieser Erscheinung parallel laufende Verschiedenheit in der Ausbildung der Divertikel. In Textfig. 39 ist die mittlere Platte ziemlich breit und gegen die innere Divertikelwand scharf, fast rechtwinklig abgesetzt, so daß der Dotter wie in einen Krater eingesenkt erscheint. Das Vorhandensein einer äußeren Divertikelwand ist kaum zu konstatieren. In Textfig. 38 ist diese wieder deutlich wahrnehmbar und auch an der Umbiegungsstelle in den inneren Ast deutlich zu erkennen. Beide Divertikel scheinen sichelförmig gekrümmt, mit der Konvexseite nach dem Dotter zu gerichtet. Auf diese Weise wird zwischen ihnen ein trichterförmiger Raum ausgebildet, in den sich der Dotter einzwängt, um mit der an ihrer Basis ziemlich verschmälerten Mittelplatte in ziemlich innige Verbindung zu treten. Noch geringer ist die Breitenausdehnung letzterer auf der Textfig. 37 geworden. Ihre Verschmälerung geht hier so weit, daß ihr dem Dotter zugekehrter Teil nur noch die Spitze eines Dreiecks bildet, dessen Schenkel durch die beiden Divertikel dargestellt werden. Wie ein spitzer Keil schiebt sich hier der Dotter zwischen letzterer durch und tritt so dicht an die Mittelplatte heran, daß eine scharfe Grenze zwischen ihm und dieser nicht gezogen werden kann.

Auf dem letztbesprochenen Bilde hat die Mittelplatte ihre geringste Breite erreicht und erlangt auf den weiter nach vorn liegenden Schnitten wieder mehr und mehr Mächtigkeit, bis sie uns in Textfig. 36 ein Bild bietet, wie das in Textfig. 39 der Fall war.

Auf dem folgenden Bilde (Textfig. 35) ist die Mittelplatte fast

verschwunden. Nur noch zwei Zellen (*ent*) können als ihre Repräsentanten angesprochen werden. Diese stellen somit ihre letzten Ausläufer vor. Diesem Schwunde der mittleren Platte parallel geht eine Annäherung beider Divertikel an ihrer Basis vor sich, die auf den folgenden Schnitten, wie uns Textfig. 34 lehrt, zu ihrer Vereinigung in der Medianlinie führt. Dieser letzte Schnitt stellt also den Punkt unsres Schemas dar, an dem die unpaare mediane Falte sich in zwei Äste gabelt. Sämtliche zuletzt besprochenen Schnitte gehörten also der III. Region an.

Es erübrigt uns somit nur noch, die Verhältnisse kennen zu lernen, wie wir sie in der II. Region antreffen, Verhältnisse, die durch die Textfig. 15—33 erläutert werden. Die Bilder, die sich uns hier in der mittleren Eiregion bieten, sind viel weniger kompliziert, als das in den vorderen und hinteren Teilen des Eies der Fall war. Uns interessieren vor allen Dingen die periodisch wiederkehrenden Verschiedenheiten im Verhalten des Ectoderms zu dem aus der Vereinigung der beiden Divertikel hervorgegangenen Zellmaterial, das wir als Ventralplatte (*vp*) bezeichnen wollen. Diese Ventralplatte darf ja nicht etwa identifiziert werden mit der Mittelplatte am Hinterende des Keimstreifs, sondern sie ist ja, wie nochmals betont werden mag, das Homologon der beiden Divertikel.

In Fig. 34 läßt die Ventralplatte noch deutlich ihre Entstehung aus jenen erkennen. Wir sehen, wie links und rechts von der Medianlinie eine Zellschicht ausgeht, die sich der Innenseite des Ectoderms dicht anschmiegt. Diese Zellschicht biegt an ihrer Spitze um, und es entsteht so eine zweite, innere Zelllage, die sich dicht an der ersteren hinschiebt. Die linke und rechte innere Zelllage vereinigen sich in der Mittellinie. In den sich hierbei bildenden spitzen Winkel dringt der Dotter ein, der sich hier besonders dicht anlagert.

In Textfig. 33 tritt uns ein wesentlich modifiziertes Bild entgegen. Die Ventralplatte tritt bis dicht an die Oberfläche des Eies heran und ist vom Ectoderm nur durch die Gestalt ihrer Zellen zu unterscheiden, die polygonal, aber sehr in die Länge gezogen sind. Wir können relativ gut zwei Schichten unterscheiden, deren innere tellerförmig eingesenkt erscheint, und sich so dicht der äußeren anlegt. Nicht unberücksichtigt wollen wir lassen, daß sich jetzt wieder sehr häufig Karyokinesen bemerkbar machen. Seitenfalten sind auf diesem Schnitte nicht vorhanden. Das ist jedoch einige Schnitte weiter nach vorn (Textfig. 32) wieder der Fall (*s.f*). Hier haben sich die Ränder des beiderseitigen Ectoderms sehr genähert, deren

Umbiegung in das äußere Blatt der Ventralplatte sich deutlich verfolgen läßt. Besonders klar tritt uns dieses Verhalten in den Textfiguren 31 und 30 entgegen. Auch auf diesen Schnitten fällt uns das häufige Auftreten von Mitosen auf; auf einem Schnitte konnten sogar nicht weniger als vier Spindeln von außerordentlicher Deutlichkeit konstatiert werden.

Die beiden seitlichen Falten (*s.f*) haben sich auf dem letzt zitierten Schnitte höckerförmig nach innen vorgewölbt. Zwischen diesen Ectodermwülsten dehnt sich die Ventralplatte aus, die dicht an sie herantritt, aber deutlich abgegrenzt gegen sie erscheint.

Auf der nächstfolgenden Textfig. 29 hat diese sich bedeutend abgeplattet. Die sie bildenden Zellen sind kaum höher als die der angrenzenden Ectodermpartien. Die ventralen Ränder des äußeren Keimblattes haben sich noch mehr genähert. Ihr Übergang in die Mittelplatte ist nur sehr undeutlich wahrnehmbar. Letztere zwängt sich mit wenigen Zellen keilförmig zwischen die beiden Ectodermhälften und erreicht kaum mehr die Eioberfläche. Noch weniger Zellen beteiligen sich am Aufbau des erwähnten Keils in Textfig. 28, hier liegt die Ventralplatte fast völlig unter dem Ectoderm. Dieser Überschiebungsprozeß ist in Textfig. 27 noch weiter vorgeschritten, und wir sehen wie auf diesem Bilde die Mittelplatte fast völlig unter das Ectoderm zu liegen kommt und eine zweischichtige von jenem scharf abgegrenzte Zelllage darstellt. Nur in der Medianlinie sehen wir eine einzige dreieckige Zelle ins Ectoderm vordringen. Die nun folgenden Schnitte (Textfig. 26 und 25) lassen dieselben Bilder nur in umgekehrter Reihenfolge erkennen. So sehen wir, daß sich die Ventralplatte an ihrer Basis wieder verbreitert hat (Textfig. 25). Zugleich bemerken wir hier, daß die das Ectoderm unterlagernde Zelllage einschichtig geworden ist. In der folgenden Textfig. 24 wird sie wieder zweischichtig. Zugleich sehen wir, daß hier das Ectoderm von neuem über der Ventralplatte liegt. Auf Textfig. 23 beginnen nun die Ectodermhälften wieder auseinander zu weichen, so daß in Textfig. 22 die Ventralplatte wieder eine ziemlich beträchtliche Breite erreicht. Zugleich mit dieser Breitenausdehnung können wir wieder die Einschichtigkeit der inneren Zelllage konstatieren. In den beiden folgenden Textfiguren sehen wir nun abermals eine beginnende Verschmälerung der Ventralplatte, und in Textfig. 18 tritt diese nur noch mit einer einzigen Zelle zutage. In nun nach vorn folgenden Schnitten macht sich wieder eine Verbreiterung bemerkbar. Die innere Zelllage ist wieder deutlich zweischichtig geworden.

Wir wollen nun zunächst mit wenigen Worten das Auftreten der seitlichen Falten (*sf*) beschreiben. In Textfig. 9 sehen wir auf bei den Seiten des Eies, etwas der Ventralseite genähert je eine seichte Falte verlaufen. Diese Falten lassen sich auch auf den folgenden Schnitten verfolgen und erreichen ihre größte Tiefe in Textfig. 18. Auf den weiter nach hinten liegenden Schnitten flachen sie sich wieder ab und verschwinden schließlich in Textfig. 19 völlig. Auf der folgenden Textfig. 20 macht sich abermals eine seitliche Falte bemerkbar, die jedoch schon auf den nächsten Schnitten wieder verschwindet. In Textfig. 29 wird durch eine Zellpartie je auf der rechten und linken Seite abermals das Auftreten von Seitenfalten vorbereitet. Das geschieht dadurch, daß sich die Zellen dieser Ectodermpartie erhöhen und wulstförmig in den Dotter ragen. In den folgenden Schnitten sehen wir denn auch die Falten selbst, die in Textfig. 24 beträchtliche Tiefe erlangen. Sie erstrecken sich höckerförmig in den Dotter. Auffallend ist nun, daß auf mehreren Schnitten Kerne von Zellen, die den am weitesten vorgewölbten Partien angehörten, Mitosen zeigten, ein Verhalten, das in andern Ectodermpartien auf diesem Entwicklungsstadium nicht beobachtet wurde. Die erwähnten seitlichen Falten verschwinden nun allmählich wieder. In den weiter hinten gelegenen Partien machen sich nun noch mehrmals solche Seitenfalten bemerkbar, die, in wenigen Schnitten sichtbar, alsbald wieder verschwinden.

Kehren wir nun wieder zur Betrachtung unsrer Querschnitte, und zwar dessen, den wir in Textfig. 5 abgebildet haben, zurück. Es ist derselbe Schnitt, von dessen Betrachtung wir ausgegangen sind, der Schnitt, auf dem die drei Keimblätter deutlich voneinander getrennt sind. Auf diesem Schnitte nun sehen wir, daß die Zelllage, die wir als Ventralplatte bezeichnet haben, nichts andres darstellt als das Mesoblast. Diese unpaare Mesoblastanlage nun, die sich über den größten Teil der Ventralseite des Eies erstreckt, sehen wir sich im letzten Drittel desselben in zwei seitliche Divertikelfalten gabeln. Diese Divertikelfalten stellen also ebenfalls die Mesoblastanlage dar. Auch nach der Vorderpolseite scheint sich die Ventralplatte in zwei Äste gabeln zu wollen.

Bezüglich der Bildung des Mesoderms haben wir also zunächst festgestellt, daß dieses in den verschiedenen Regionen des Eies auf verschiedene Weise vor sich geht. Im mittleren Teile legt es sich als unpaare Falte an, im hinteren aus zwei aus jener hervorgehenden divergierenden Falten. Das Material, was zwischen letzteren gelegen

ist, und welches wir in unsrer Beschreibung als mittlere Platte bezeichnet haben, stellt die Anlage des Entoderms am hinteren Pole dar. Das Entoblast entsteht also an beiden Polen des Eies, an jedem Pole gewissermaßen eine Insel bildend, getrennt durch den dazwischenliegenden Dotter. Dieser ist seinerseits wieder von Ectoderm getrennt, und zwar durch das sich über die Ventralseite erstreckende Mesoderm.

Weiter konnten wir konstatieren, daß bei der Anlage der Keimblätter sich Differenzierungen in den verschiedensten Teilen des Eies bemerkbar machen. Die hierbei erhaltenen Bilder zeigen auffällige, in Intervallen, vielleicht segmentweise, wiederkehrende Bilder. In diesem Falle würde sich also schon auf einem so frühen Entwicklungsstadium eine segmentale Anordnung des Zellmaterials geltend machen.

Auch die Beziehungen, in denen die beiden Keimblätter zueinander stehen, sind durch die Querschnitte klar gelegt worden, und bedürfen nur noch weniger Worte der Ergänzung. Wir beobachteten zunächst, daß ihr Verhalten zueinander am hinteren und am vorderen Pole Unterschiede aufweist. Am Vorderpole entsteht das Mesoblast isoliert vom Entoblast und geht erst bei weiterer Entwicklung eine innigere Verbindung mit diesem ein. Am hinteren Pole dagegen greift das Entoblast direkt in den mesoblastischen Teil des Keimstreifens über. Am Vorderpole treten die beiden Keimblätter erst auf späteren Stadien in engere Beziehungen zueinander. Wie dies geschieht, soll jedoch erst bei Besprechung dieser, im zweiten Teile dieser Arbeit gezeigt werden.

Unerklärt bleibt uns nur noch betreffs der Beziehungen der Keimblätter zueinander das Verhältnis, in dem der mittlere Teil des Mesoblasts zum inneren Keimblatte steht. Über diese Schwierigkeit kann uns — auf jüngeren Stadien wenigstens — nur die Theorie hinweghelfen und zwar in Gestalt der Ansicht, wie sie die Gebrüder Hertwig in ihrer Cölomtheorie niedergelegt haben, die dahin lautet, daß der Dotter als solcher das innere Keimblatt darstellt. Zur Begründung dieser Ansicht wollen wir uns nun zunächst einige Beobachtungen ins Gedächtnis zurückrufen. Wir erinnern uns mehrmals, sowohl auf Sagittal- wie auf Querschnitten festgestellt zu haben, daß Dotter und Entoblast so außerordentlich eng miteinander verbunden sind, ja so ineinander übergreifen, daß eine Grenze zwischen beiden nicht gezogen werden konnte. Weiter erinnern wir uns, daß betreffs der Beziehungen, in denen sie zum Blastocöl stehen, gewisser-

maßen füreinander vikariieren können. Diese Beobachtungen genügen naturgemäß nicht zum Beweise unsrer Ansicht. Ein Beweis dafür, daß der Dotter das Entoderm der Insektengastrula darstellt, scheint im Gegenteil durch unsre Befunde bei *Apis* widerlegt zu sein. Erst auf späteren Entwicklungsstadien, die wir im zweiten Teil unsrer Arbeit betrachten werden, kann der direkte Beweis für die Richtigkeit unsrer Annahme erbracht werden. An dieser Stelle soll nur die vergleichende Betrachtung der Verhältnisse, wie sie uns in andern Insektenordnungen entgegentreten, lehren, daß dem tatsächlich so ist. Wir werden daher sogleich versuchen, auf diesem Wege unser Ziel zu erreichen.

Vergleich der Entwicklungsvorgänge im Bienenei mit andern Objekten; theoretische Betrachtungen.

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, stehen sich, abgesehen von der Heymonsschen Lehre, zwei Ansichten im Prinzip gegenüber. Die eine, deren Begründer Kowalewsky ist, lehrt die Bildung der Keimblätter durch Gastrulaeinstülpung. Sie berücksichtigt den Dotter und die Dotterzellen überhaupt nicht. Die andre, begründet von Graber, erkennt im Dotter allein das Entoderm. Schon Hertwig hat in seiner Cölomtheorie gezeigt, daß in der gegebenen Form beide nicht allen Tatsachen Rechnung tragen: »Nach Kowalewsky würden wir, wenn wir seine Beobachtungen durch Bobretzkys Entdeckung der Dotterzellen ergänzen, ein Zellmaterial haben, welches ganz an die Entoblastzellen andrer Tiere erinnert, sich aber am Aufbaue des Körpers nicht im geringsten aktiv beteiligt; diese Schwierigkeit würde durch Graber beseitigt, dafür aber die neue Absonderlichkeit eingetauscht werden, daß die Einstülpung, welche außerordentlich mit der Gastrulaeinstülpung der übrigen Tiere übereinstimmt, nicht zur Bildung des Entoblasts beiträgt. In beiden Fällen würde es unmöglich sein, die Keimblattbildung der Insekten auf die der übrigen Tiere . . . . zurückzuführen.« Das ist aber, so fährt er fort, sehr wohl möglich. Einesteils deshalb, weil der Dotter nicht nur Nährmaterial darstellt, sondern sich aktiv am Aufbau des Körpers beteiligt, andernteils deshalb, weil er in sehr innige Beziehungen zur Gastrulaeinstülpung tritt. Durch die Gastrulation nämlich wird lediglich Mesoderm gebildet, während das Entoderm durch den Dotter repräsentiert wird. Der Zusammenhang beider ist nun in folgender Weise erläutert: »Die Gastrulaeinstülpung ist nicht, wie wir sie sonst zu beobachten gewohnt sind, ein mit

Ausnahme des Urmundes völlig geschlossener Sack, sondern besitzt eine am Grund der Einstülpung gelegene, bald weitere, bald engere Öffnung. Die Öffnung wird durch den Dotter geschlossen, welcher anfänglich noch eine einzige vielkernige Riesenzelle ist, später in ein Multiplum von zahlreichen kleineren Dotterzellen zerfällt. Diese Wahrnehmung ist für die Beurteilung der Insektengastrula von großer Bedeutung, da sie lehrt, daß die dotterarmen kleinen Zellen, welche in ihrem Aussehen mit den Elementen des Blastoderms übereinstimmen, nicht für sich allein die Gastrulaeinstülpung bilden, sondern in dieser Funktion durch die Dotterzellen ergänzt werden. Beiderlei Zellen gehören somit zusammen und repräsentieren gemeinsam den primären eingestülpten Entoblast.«

Nun ist mit diesen Ausführungen naturgemäß nur ein Schema gegeben, das mutatis mutandis mehr oder weniger modifiziert werden muß. Prüfen wir es nun an der Hand der Verhältnisse, wie sie sich uns in den verschiedenen Ordnungen der Insekten darbieten. Selbstverständlich würde es zu weit führen, wollten wir sämtliche einschlägige Arbeiten berücksichtigen. Wir wollen vielmehr nur wenige typische Beispiele herausgreifen, an denen sich besonders gut verfolgen läßt, wie sich die Beziehungen von Dotter und Entoderm im Laufe der Phylogenese ausgebildet haben mögen.

Wir gehen hierbei naturgemäß aus von Objekten, welche die einfachsten Verhältnisse der Entodermbildung und das primäre Verhalten am klarsten zeigen, um dann zu zeigen, wie sich im Laufe der Phylogenese Komplikationen einstellen, die schließlich zu so scheinbar aberranten Verhältnissen führen, wie sie uns bei manchen Objekten entgegentreten.

Über die Entwicklungsgeschichte der Thysanuren geben uns die Arbeiten Heymons über *Campodea* und *Lepisma* Aufschluß. Bei diesen hat genannter Autor nachgewiesen, daß das Entoderm durch die Dotterzellen repräsentiert wird und daraus bekanntlich gefolgert, daß der Dotter ursprünglich das Entoderm der Insekten darstelle.

Bei den Odonaten, deren Entwicklung von Heymons und neuerdings von Tschuproff klargelegt wurde, liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Die Arbeit Tschuproffs ist bis jetzt noch nicht erschienen. Bei der Beurteilung dieser Frage bin ich daher auf die vorläufige Mitteilung seiner Resultate angewiesen. Nach diesen nun beteiligen sich zwei Keimblätter am Aufbaue des Mitteldarmes der Libelluliden. Einen Teil desselben nämlich soll der Dotter mit den darin enthaltenen Dotterzellen bilden, den andern lamellenartige Fort-

sätze des Stomodäums resp. Proctodäums, die demgemäß ectodermaler Natur sind. Diese Resultate sind allerdings sehr befremdlich und erfordern daher eine eingehendere Betrachtung. Der Dotter zerfällt nach unserm Autor durch Furchung auf einem relativ frühen Stadium in einzelne Komplexe. Jeder solcher Dotterkomplex enthält einen Kern und fein verteiltes Protoplasma, so daß der ganze Dotter in nebeneinanderliegende Riesenzellen geteilt ist, die TSCHUPROFF als Vitellophagen bezeichnet. Die Kerne dieser Vitellophagen haben die Fähigkeit der mitotischen Teilung verloren. Das ist nun nicht der Fall bei einer großen Zahl von Dotterkernen, die sich bei der Dotterfurchung nicht aktiv beteiligt haben. Diese, die er als Crypten bezeichnet, legen sich vielmehr dicht an und zwischen die Vitellophagen an und vermehren sich in gleichem Maße, als durch Resorption des Dotters die Vitellophagen an Größe abnehmen. Letztere fallen allmählich einer Atrophie anheim, indessen die Crypten sich zusammenschließen und so ein Epithel bilden, das einen Teil des Mitteldarms darstellt. Zugleich aber haben sich vom Stomodäum und Proctodäum, die inzwischen das Mesoderm durchbrochen haben (?), Lamellen ausgezogen, die sich mit dem schon gebildeten Teil des Mitteldarmes vereinen.

Nun liegt, wie schon erwähnt, nur eine vorläufige Mitteilung vor und in dieser ist nur eine schematische Textfigur gegeben. Aber schon diese weist darauf hin, daß TSCHUPROFF sich im Irrtum befindet, denn sie läßt relativ deutlich erkennen, daß das Zellmaterial, welches das Stomodäum bildet, und das, was er als ectodermale Lamellen desselben schildert, sich aus morphologisch ganz verschiedenwertigen Zellen zusammensetzt. Solange jedoch seine ausführliche Arbeit und somit ausgeführte Zeichnungen noch nicht vorliegen, soll die Beantwortung der Frage, ob nicht vielleicht doch die Verhältnisse komplizierter liegen, als das nach der gegebenen Textfigur erscheint, offen gelassen werden.

Dagegen wollen wir zwei andre Objekte, die mit den Libelluliden ganz auffallende Ähnlichkeit besitzen, zum Vergleiche heranziehen und so die tatsächlichen Verhältnisse zu klären suchen. Die Vergleichsobjekte sind einmal Vertreter der Lepidopteren und dann der Orthopteren. Die Entwicklung der Lepidopteren wurde neuerdings von SCHWARTZE und SCHWANGART untersucht. Die Arbeit letztgenannten Autors ist noch nicht erschienen. Herr Dr. SCHWANGART war aber so liebenswürdig, mir seine Befunde ausführlich auseinanderzusetzen und an der Hand von Präparaten zu erläutern. Bei den

Lepidopteren treffen wir nun ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie uns Tschuproff von den Libelluliden berichtet. Auch hier zerfällt nämlich der Dotter relativ früh in einzelne, mehrkernige Riesenzellen. Zugleich findet an beiden Polen eine Gastrulationseinstülpung statt, ganz so, wie wir sie von *Apis* haben kennen gelernt. Die eingestülpten Zellen nun, die unzweifelhaft entoblastischer Natur sind, wandern in den Dotter ein, so zwar, daß diejenigen, die sich an der Dotterfurchung nicht beteiligen, sich den abgefurchten Dotterzellen dicht anlegen oder zwischen diese treten. In den beiden polaren Regionen legen sie sich locker aneinander und bilden so Lamellen, an die heran nun erst das Stomodäum resp. Proctodäum tritt. Die Vorgänge bei der definitiven Mittelanlage sind dieselben wie von den Libelluliden geschildert wurde:

Aus dieser referierenden Schilderung kann entnommen werden, daß das Schema Tschuproffs ohne weiteres auch auf die Lepidopteren angewandt werden kann. Die grundverschiedenen Resultate Schwangarts und Tschuproffs beruhen also lediglich auf der verschiedenartigen Deutung ihrer Bilder. In dieser Hinsicht nun muß ich mich entschieden auf seiten Schwangarts stellen.

Das zweite Objekt, das hier zu erwähnen wäre, ist *Gryllotalpa*, von der die schönen Untersuchungen Korotneffs vorliegen. Allerdings hat Korotneff revoziert, doch glaube ich, daß seine ursprüngliche Ansicht haltbar ist. Hier wird das Entoderm von großen Dotterpyramiden gebildet, deren jede einen großen Kern und einen amöboid zerflossenen Plasmahof einschließt. Allerdings ist dieses Entoderm kein dauerndes Gebilde. Es fällt vielmehr einer Atrophie anheim. Der definitive Darm wird erst von andern Zellen gebildet, von denen Korotneff annimmt, daß sie mesodermaler Natur sind. Seine Zeichnungen aber lassen vermuten, daß sie aus ursprünglichen, durch Teilung sich vermehrt habenden Entodermzellen hervorgegangen sind, die wir als Homologa der Krypten Tschuproffs und der invaginierten Entodermzellen Schwangarts zu deuten haben. Für die entodermale Natur der erwähnten Zellen hat sich übrigens schon Ganin ausgesprochen.

Die drei zuletzt besprochenen Objekte haben das Gemeinsame, daß bei ihnen sich leicht der Nachweis führen läßt, daß das Entoderm sich aus zweierlei Zellmaterial zusammensetzt. Einen Hauptteil liefert der Dotter mit seinen Riesenzellen, zum größten Teil aber wird er von Zellmaterial aufgebaut, das einer Invagination seine Entstehung verdankt. Beide stehen in innigem Konnex miteinander,

der darauf hinweist, daß wir es mit gleichwertigem Material zu tun haben; mit andern Worten, daß zwischen Dotterzellen und invaginierten Zellen kein Unterschied besteht.

Zur Begründung dieser Ansicht wollen wir uns nochmals die allmähliche, immer stärker werdende und in einer Masseneinwanderung endende Gastrulation bei den Aphiden ins Gedächtnis zurückrufen In diesem Falle waren Dotterzellen durch Zurückbleiben von Merocyten nicht gebildet worden, die sich etwa an der Bildung des Entoderms hätten beteiligen können. Dieses verdankt also seine Entstehung ausschließlich vom Blastoporus aus eingewandertem Materiale.

Nehmen wir nun an, daß ein Teil der Dotterzellen durch Zurückbleiben der Merocyten, ein anderer dagegen von solchen Merocyten, die von der Peripherie aus zurückwandern, gebildet wird, und nehmen wir weiter an, daß diese Einwanderung nicht in Gestalt von einzeln sich folgenden Zellen, sondern eine Masseneinwanderung in Gestalt einer Invagination am Blastoporusrande vor sich ginge, so erhalten wir das Bild, wie es uns Libelluliden und Lepidopteren bieten. Das Entoderm erscheint uns alsdann zwar aus verschiedenartigem Zellmaterial zusammengesetzt, allein diese Verschiedenheit ist lediglich bedingt durch die Art der Dotterzellbildung.

Nun kann bei andern Insekten leicht der Fall eintreten, daß der Dotter nicht mehr durchfurcht wird, also nicht mehr in echte Dotterzellen zerfällt, sondern eine einzige, vielkernige Riesenzelle bildet. Alsdann erhalten wir Bilder, wie wir sie bei Musciden und Apiden antreffen.

Bei ersteren erwähnt sowohl Escherich als auch Noack die innige Beziehung zwischen Dotter und Entoderm. Escherich mißt dieser Erscheinung keine hohe Bedeutung bei, wie er überhaupt dem Dotter scheinbar nur wenig Aufmerksamkeit zugewandt hat, was jedoch keinen Vorwurf bedeuten soll. Er schreibt folgendermaßen: »Die Zellen des Keimstreifs auf dem Schnitte 18 scheinen eine ganz beträchtliche Höhe zu erreichen; ich konnte allerdings ihre innere Grenze nur bis ungefähr zur Höhe des Kernes verfolgen, da hier bereits eine breite Schicht Dotter beginnt. Doch dorsal von dieser sieht man wieder eine Plasmaschicht und diese dürfte doch mit großer Wahrscheinlichkeit noch zu den Keimstreifzellen gehören.« Klarer spricht sich dagegen Noack aus: »Tatsächlich wurde diese Theorie (Entstehung des Entoderms aus Dotterzellen) betreffs der Musciden niemals vertreten, doch erscheint es für die Auffassung der Keimblätter bei den Insekten und speziell bei den Musciden nicht ganz

unwichtig, nochmals auf meine oben näher beschriebene Beobachtung hinzuweisen, nach welcher die Dotterzellen von Musca an jener Stelle des Blastoderms ihren Ursprung nehmen, von welcher später auch die Bildung der hinteren Entodermlage ausgeht. Es handelt sich um jene offene Stelle im Blastoderm am hinteren Pole des Eies, an der die Polzellen liegen; ..... Es ist hierbei zu erwähnen, daß Will am hinteren Pole des Aphideneies eine ähnliche Öffnung fand, die er dem Blastoporus verglich.

Nun sind zwar die Dotterzellen der Musciden am Aufbaue des Mitteldarmes nicht beteiligt, aber immerhin erscheint ihre Beziehung zu dessen Anlage, d. h. also zum Entoderm, nicht bedeutungslos.«

Auf die Beziehungen zwischen Dotter und Entoderm bei der Biene wurde oben schon mehrfach hingewiesen.

Fassen wir nun diese Befunde kurz zusammen, so können wir folgendes feststellen: Die ursprünglichste Art der Entodermbildung ist die durch Dotterzellen. Das verschiedene Verhalten der Dotterzellen läßt folgende Komplikationen zu: Sämtliche Merocyten erreichen die Oberfläche. Ein Teil von ihnen wandert einzeln in den Dotter zurück, um so Dotter-, später Entodermzellen zu bilden. Oder: Sämtliche Dotterzellen werden von Merocyten gebildet, die von vornherein im Dotter zurückgeblieben sind, die so entstandenen Dotterzellen bilden das Entoderm. Oder: Ein Teil der Dotterzellen wird von zurückbleibenden Merocyten, ein Teil von zurückwandernden gebildet. Ist die Einwanderung eine sukzessive, so lassen sich diese Zellen in ihrem Wesen als Dotterzellen noch erkennen. Erfolgt diese aber en masse, so läßt sich die Identität der Dotterzellen und der invaginierten Zellen mehr oder weniger schwer feststellen, je nachdem der Dotter durchfurcht wird, oder ungefurcht bleibt.

Auf Grund dieser Resultate, zu denen wir durch vergleichende Betrachtungen gelangt sind, dürfen wir wohl folgende Sätze aufstellen: 1) Zwischen Dotterzellen und durch Invagination gebildetem Entoblast besteht kein Unterschied. Beide stellen nur Modifikationen ein und desselben Materials dar. Nur die differente, aber nachgewiesenermaßen prinzipiell nicht verschiedene Genese derselben ist die Ursache ihres verschiedenen Habitus, der Veranlassung gegeben hat, sie bis jetzt als morphologisch verschiedenwertig zu betrachten. Diese Unterschiede im Habitus sind jedoch lediglich bedingt durch ihren größeren oder weniger großen Reichtum an Dotter. Infolgedessen erscheinen uns die einen als amöboide Riesenzellen, die außerordentlich viel Dotter suspendiert enthalten, die andern dagegen als kleine polygonale,

dicht aneinander gelagerte Zellen. 2) Aus obigem geht hervor, daß das Entoderm der Insekten sich bilden kann aus Dotterzellen, aus eingestülptem Material oder aus beidem gemeinsam, ohne daß diese Entstehungsweisen prinzipielle Unterschiede aufweisen, da zwischen beiden Extremen eine große Zahl von Übergängen vorhanden ist. 3) Die Verteilung von Dotterzellen und eingestülptem Material kann derart sein, daß auf jüngeren Stadien der Dotter das Entoderm der mittleren Eiregion, das eingestülpte Material das der polaren Regionen darstellt. Fügen wir diesen drei noch einen vierten Satz zu, der durch eigne sowie durch andrer Autoren Beobachtungen bewiesen ist: 4) Zwischen Entoderm und Mesoderm bestehen äußerst enge Beziehungen. Beide stehen in einem genetischen Abhängigkeitsverhältnis zueinander.

Die in den beiden letzten Sätzen ausgesprochene Ansicht haben für die mittleren Teile des Insektenkeimstreifens, wie wir gesehen haben, schon die Gebrüder Hertwig in ihrer Cölomtheorie niedergelegt. — Beiläufig sei bemerkt, daß ich auch bei *Apis* auf späteren Stadien Querschnitte erhalten habe, die genau dem von genannten Autoren zum Verständnis des Zusammenhangs der drei Keimblätter gegebenen Schema (Sagittastadium) entsprechen. — Diese bedarf daher in Rücksicht auf viele Objekte nur noch einer Ergänzung für die Polgegenden, die sich in folgenden Worten zusammenfassen ließe: An den Polen sind die Beziehungen zwischen Entoblast und Mesoblast klar ersichtlich. Schwierigkeiten für die Auffassung, der Dotter repräsentiere das eigentliche Entoblast, erstehen nur dadurch, daß die hier vorhandenen Entodermkeime nur schwer als aus Zellen zusammengesetzt erkannt werden können, die ihrem Wesen nach als Dotterzellen aufzufassen sind. Ein Einwand aus dem verschiedenen Charakter der entoblastbildenden Zellen ist nicht stichhaltig, da diese Verschiedenheiten lediglich durch den verschiedenen Dotterreichtum bedingt sind.

In ihrer Cölomtheorie haben nun genannte Autoren auch diese letztere Erscheinung zu erklären versucht, eine Erklärung, die wir zum Schlusse der vorliegenden Arbeit wörtlich zitieren wollen: »Die Anhäufung von Dotterplättchen im Keime ist eine embryonale Anpassung, welche sich bei zunehmender Komplikation im Baue des Tieres geltend macht, wenn die Zellen des Embryo von der Nahrungszufuhr nach außen abgeschnitten sind und gleichwohl eine große Mannigfaltigkeit morphologischer und histologischer Differenzierungen zu liefern haben. Die Art, in welcher dann das Dottermaterial auf die embryonalen Zellen verteilt wird, kann sehr verschiedenartig sein,

wenn auch eine gewisse Gesetzmäßigkeit sich nicht erkennen läßt. Im allgemeinen kann man sagen, daß mit der Zunahme des Dotters derselbe sich mehr und mehr auf bestimmte Zellen beschränkt. Anfänglich auf alle Zellen nahezu gleich verteilt, gibt er zunächst den Ectoblast preis, später auch den Mesoblast, und häuft sich zuletzt in den Zellen des Darmdrüsenblattes an, welche ihrer ganzen Bestimmung nach am meisten zu Ernährungsorganen taugen. Schließlich tritt auch in diesen eine Sonderung ein, indem nur ein Teil mit Dottermaterial beladen und bei der Furchung lange Zeit über zu einer einzigen großen Riesenzelle vereinigt bleibt, während ein andrer Teil in seiner Beschaffenheit sich mehr den Meso- und Ectoblastzellen anschließt. Diese Vorgänge, für die es nicht schwer fällt, beweisende Beispiele namentlich in der Klasse der Wirbeltiere ausfindig zu machen, lehren, daß, wie im allgemeinen so auch im vorliegenden Falle bei den Insekten kein Grund dazu vorliegt, Zellen von verschiedenem Gehalte an Dotterblättchen nicht zu demselben Keimblatt zu rechnen.«

München, im Februar 1904.

Literaturverzeichnis.

1. Balfour, Vergleichende Embryologie.
2. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. XII. 1887.
3. Bobretzky, Über die Bildung der Keimblätter und des Entoderms bei Insekten. Zeitschr. f. w. Zool. XXXI. 1878.
4. Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Zeitschr. f. w. Zool. LVII. 1894.

4a. —— Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. II. Ibid. LIX. 1895.

5. Bütschli, Zur Entwicklungsgesch. der Biene. Zeitschr. f. w. Zool. XX. 1870.

5a. —— Bemerkungen über die Entwicklung von Musca. Morphol. Jahrb. XIV. 1888.

6. Carrière, Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Arch. Mikr. Anat. XXXV. 1890.
7. —— u. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte von Chalicodoma. Nova Acta, Abh. Kais. Leop. Carol. LXIX. 1897.
8. Cholodkovsky, Über die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anz. 11. Jahrg. 1888.

8a. —— Zur Embryonalentwicklung der Hausschabe. Biol. Centralbl. XI. 1890.

8b. —— Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. In: Mém. Acad. Imp. St. Pétersb. 1891.

9. Escherich, Über die Keimblätterbildung bei Musciden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1900.

9a. —— Über die Bildung der Keimblätter bei Insekten. Sitzungsber. d. naturforsch. Gesellsch. Rostock. 6. Jahrg.

9b. —— Über die Bildung der Keimblätter bei Musciden. Nova Acta, Abh. Kais. Leop. Carol. LXXVII.

9c. —— Das Insektenentoderm. Ein Beitrag zur Keimblätterlehre. Biol. Centralblatt. XXI. 1901.

10. Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals bei Hydrophilus piceus. Zeitschr. f. w. Zool. LXVIII.

10a. —— Berichtigung der Angaben Escherichs über meine Arbeit: Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Biol. Centralblatt. XXI. 1901.

11. Ganin, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. w. Zool. XIX. 1869.
12. Graber, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und Rückenbildung der Insekten. Denkschrift d. math.-naturwiss. Klasse d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien. LV. 1888.

12a. —— Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Ibid. LVI. 1889.

12b. —— Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Ibid. LVII. 1890.

12c. Graber, Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Ibid. LVIII. 1890.
12d. —— Zur Embryologie der Insekten. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.
13. Grassi, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz. Nat. Catania. XVIII. 1884.
14. Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. Naturwiss. XI. 1877.
15. Heider, Über die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus. Abh. d. Akad. d. Wissensch. Berlin. 1885.
15a. —— Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.
15b. —— Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralblatt. 1897.
15c. —— Diskussion zu: »K. Escherich, Über die Keimblätterbildung der Musciden.« Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1900.
16. O. u. R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Jen. Zeitschr. 1881.
17. Heymons, Über die Bildung der Keimblätter bei Insekten. Sitzber. Akad. Wissensch. Berlin 1894.
17a. —— Die Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
17b. —— Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Zeitschr. f. w. Zool. LXII. 1897.
17c. —— Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues der Odonaten und Ephemeriden. Abh. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Berlin 1896.
17d. —— Über Bildung und Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzber. Gesellsch. naturforsch. Freunde. Berlin 1897.
18. Knower, The embryology of a Termite. Journal of Morphology. 1899.
19. Korotneff, Embryologie von Gryllotalpa. Zeitschr. f. w. Zool. XLI. 1885.
19a. —— Zur Entwicklung des Mitteldarms bei den Arthropoden. Biol. Centralblatt. XIV. 1894.
20. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1891.
21. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. XVI. 1871.
21a. —— Zur Embryonalentwicklung der Musciden. Biol. Centralblatt. VI. 1886.
22. Lecaillon, Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.
22a. —— Développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Arch. d'Anat. micr. I et II.
23. Lowne, The Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-fly (Calliphora erytrocephala). London 1890—1895.
24. Mayer, Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Zeitschr. f. Naturwiss. Jena 1876.
25. Metschnikoff, Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. w. Zool. XVI. 1866.
26. Noack, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Zeitschr. f. w. Zool. LXX. 1901.
27. Petrunkewitsch, Das Schicksal der Richtungskörper im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. 1901.
27a. —— Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ibid. 1902.
28. Rabito, Sull' Origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Natur. Sicil. Nuova. II. 1898.

29. Ritter, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Zeitschr. f. w. Zool. L. 1890.
30. Robin, Mémoire sur la production des cellules du Blastoderme chez quelques articulés. Comptes rendus de l'Acad. des sciences Paris. LVI.
31. Schwartze, Zur Kenntnis der Darmbildung bei Lepidopteren. Zeitschr. f. w. Zool. LXVI. 1899.
32. Tichomiroff, Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. II. 1879.
32a. —— Über die Entwicklung von Calandra granaria. Biol. Centralblatt. X. 1890.
32b. —— Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Festschrift zum 70. Geburtstage Leuckarts. Leipzig 1892.
33. Uzel, Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Königgrätz 1898.
34. Voeltzkow, Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. zool. Inst. Würzburg. IX. 1889.
34a. —— Melolontha vulgaris, ein Beitrag zur Entwicklung im Ei der Insekten. Ibid. 1889.
35. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864.
35a. —— Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Festschrift für Henle. Bonn 1882.
36. Wheeler, The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journal of Morphology. Boston 1889.
36a. —— A Contribution to Insect Embryology. Journal of Morphology. VIII. 1893.
37. Will, Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. III. 1888.
38. Witlaczil, Entwicklungsgesch. der Aphiden. Zeitschr. f. w. Zool. XL. 1884.

(Tafel XIX, XX und Erklärung dazu sind im 3. Heft des 77. Bandes der Zeitschrift f. wiss. Zoologie enthalten.)

Lebenslauf.

Ich, Otto Dickel, bin geboren am 5. Juni 1880 als Sohn des Lehrers Ferdinand Dickel zu Darmstadt. Daselbst besuchte ich das Großherzogliche Ludwig-Georgs-Gymnasium, das ich Herbst 1898 absolvierte. Hierauf begab ich mich nach Leipzig, um mich dem Studium der Zoologie zu widmen. Frühjahr 1900 begab ich mich nach Kiel und trat dort dem I. Kaiserl. Seebataillon, nachmaligem mobilen I. Kaiserl. Seebataillon als Einjährig-Freiwilliger bei. In dieser Eigenschaft machte ich den Feldzug nach China mit, von dem ich 1901 zurückkehrte. Hierauf begab ich mich nach München, um mein Studium von neuem aufzunehmen.

Während meiner Studienzeit hörte ich die Vorlesungen der Herren Professoren Beckmann, Brandt, Chun, Credner, Drude, Göbel, Hertwig, Maas, Marshall, Pfeffer, Selenka, Simroth, Wundt, v. Zittel, sowie bei den Herren Privatdozenten Dr.Dr. Doflein, Kästner, zur Strassen, Wagner.

Ferner arbeitete ich in den Laboratorien der Herren Professoren Beckmann, Chun, Göbel, Hertwig und Pfeffer.

Es mag mir gestattet sein, den genannten Herren an dieser Stelle meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.